MORPHOLOGISCHE UNTERSCHIEDE UND VERHALTENSDIFFERENZIERUNGEN BEI VERSCHIEDENEN RAUBWÜRGERRASSEN

Spiegeln solche Unterschiede erkennbar die Entwicklungsgeschichte von Lanius excubitor wieder?

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard - Karls - Universität Tübingen

vorgelegt von
Margarete Dohmann
aus Ahlen

1985

MORPHOLOGISCHE UNTERSCHIEDE UND VERHALTENSDIFFERENZIERUNGEN BEI VERSCHIEDENEN RAUBWÜRGERRASSEN

Spiegeln solche Unterschiede erkennbar die Entwicklungsgeschichte von Lanius excubitor wieder?

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard - Karls - Universität Tübingen

vorgelegt von
Margarete Dohmann
aus Ahlen

1985

Tag der mündlichen Prüfung:	18. Juli 1985
Dekan:	Prof. Dr. H. U. Seitz
1. Berichterstatter :	Prof. Dr. K. Schmidt - Koenig
2. Berichterstatter :	Prof. Dr. D. Ammermann

Dank

Bei der Durchführung der vorliegenden Arbeit erhielt ich am Institut für Verhaltensphysiologie alle erdenkliche Hilfe. Dies betraf die theoretische Seite durch regelmäßige Arbeitskreise und persönliche Gespräche (hier vor allem die statistischen Ratschläge von Dr. Jakob Kiepenheuer) gleichermaßen wie den praktischen Teil, zum Beispiel die Aufzucht und Pflege meiner Raubwürger und deren Speisezettel, die Zusammenstellung der Gerätschaften, die Ausführung der Zeichnungen und die Einführung in die Textverarbeitung. Meinen besonderen Dank Prof. Klaus Schmidt-Koenig und allen Mitarbeitern, auch ehemaligen seiner Abteilung:
Prof. Klaus Schmidt-Koenig, Anja Buschold, Heidi Engelhard, Evi Haydt, Dr. Jakob Kiepenheuer, Andrea Kühner-Arnold, Sigrid Müller-Friauf.

Während meiner langen Abwesenheiten hatte auch Dr. Sylvia Berns ein liebevolles Auge auf das Wohlergehen meiner Raubwürger.

Von außerhalb des Kupferhammers war vor allem Dr. Volker Dorka sehr am Fortgang dieser Arbeit interessiert und beteiligt. Neben theoretischen Diskussionen, der Durchsicht von Manuskripten und der Bereitstellung eigener Daten, half er mir bei der Aufzucht und Pflege meiner Raubwürger und während dreier Beobachtungsperioden im Freiland. Er wies mich auch in die Technik des Würgerfangens ein. Beobachtungshilfen im Freiland gab mir weiter Werner Müller; Prof. Rolf Lorenz diskutierte mit mir statistische Auswertungsmethoden für den morphologischen Teil. Dr. Brigitte Demes arbeitete sich Zeile für Zeile durch die erste Gesamtfassung und gab mir viele Anregungen und Verbesserungsvorschläge. Sylvia Haden tippte das handschriftliche Manuskript. Allen gilt mein herzlicher Dank.

Mein Sohn Lukas, meine Eltern und Freunde durchlebten mit mir die Höhen und Tiefen beim Fortgang dieser Arbeit. Ich hoffe, ich habe in Zukunft wieder mehr Zeit für sie alle!

Die mit der Untersuchung verknüpften Auslandsaufenthalte wurden finanziert durch den DAAD, den FRANK M. CHAPMAN MEMORIAL FUND und Reisebeihilfen der Graduiertenförderung.

Gliederung

1.	Einleitung	2
2.	Erhebung der Daten und Auswertungsmethoden	6
2.1.	Museen und Balgmaterial	6
2.1.1.	Schwierigkeiten bei der Zuordnung des Balgmaterials	7
2.1.2.	Auswertung des Balgmaterials	7
2.2.	Zusätzliche Daten für die morphologische Untersuchung	8
2.3.	Die Beobachtungsgebiete der Freilandstudie	8
2.4.	Jahreszeitliche Lage der Beobachtungszeiträume und Umfang der Beringungen	8
2.5.	Datenerhebung im Freiland	12
2.6.	Beobachtungen an handaufgezogenen Raubwürgern L. e. elegans	12
3.	Die Ergebnisse der morphologischen Untersuchung	13
3.1.	Das Schwanzzeichnungsmuster des Raubwürgers	13
3.2.	Haben Männchen und Weibchen die gleiche Verteilung von Schwarz und Weiß auf den äußeren Steuerfedern?	13
3.3.	Die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters ausgesuchter Individuen der Rasse L. e. excubitor	16
3.3.1.	Die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters bei Bälgen gleicher Fundorte	16
3.3.2.	Die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters bei Geschwistern	16
3.3.3.	Die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters bei Paaren	22
3.4.	Die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters bei elegans- und meridionalis-Paaren und bei drei Geschwistern von L. e. elegans	22
3.5.	Zwischenstand	22
4.	Die Ergebnisse der Freilandbeobachtungen (L. e. elegans und L. e. meridionalis) und der Beobachtungen an handaufgezogenen Raubwürgern (L. e. elegans)	27
4.1.	Daten zum Revierverhalten	27
4.1.1.	Unterschiede im Revierverhalten von Männchen und Weibchen	28
4.1.2.	Zur Größe und Lage der Reviere	34
4.1.2.1.	L. e. meridionalis	34
4.1.2.2.	L. e. elegans	34
4.1.3.	Änderungen im Revierverband	34
4.1.3.1.	Revierneu- und Umbesetzungen	43
4.1.3.2.	Reviervergrößerungen- und verkleinerungen und Reviereinschübe	43
4.1.4.	Zur Aufenthaltsdauer der Männchen im grenznahen Bereich	43
4.1.5.	Verhaltensweisen im grenznahen Bereich	46
4.1.5.1.	Grenzsitzen und grenzparalleles Jagen	46

4.1.5.2.	Streitbare Auseinandersetzungen	54
4.1.5.3.	Lautäußerungen	54
4.1.6.	Zwischenstand	56
4.2.	Daten zum Paarbildungsverhalten	58
4.2.1.	Beginn und Dauer der Anpaarungsphase	58
4.2.2.	Revierwechselverhalten der Weibchen	60
4.2.3.	Verhaltensbesonderheiten der Anpaarungsphase	60
4.2.3.1.	L. e. meridionalis (Freilandbeobachtung)	60
4.2.3.1.1.	Demonstrationsflüge	60
4.2.3.1.2.	Rufe in schlank aufrechter Haltung, Wegsehen, Verbeugungen	60
4.2.3.1.3.	Paarfütterungen	63
4.2.3.1.4.	Verhaltensmännchen/Verhaltensweibchen	63
4.2.3.1.5.	Innerartliche Auseinandersetzungen	63
4.2.3.1.6.	Gemeinsames Nächtigen	64
4.2.3.2.	L. e. elegans (Beobachtungen an handaufgezogenen Raubwürgern)	64
4.2.3.2.1.	Rufe in schlank aufrechter Haltung, Verbeugungen	66
4.2.3.2.2.	Paarfütterungen	66
4.2.3.2.3.	Verhaltensmännchen/Verhaltensweibchen	66
4.2.3.2.4.	Kreischen und Flügelzittern	66
4.2.4.	Zwischenstand	67
4.3.	Daten zur Paarbildung, zur Paarzusammensetzung und zum Vorkommen unverpaarter Männchen	68
4.3.1.	L. e. meridionalis: Revierwechselverhalten von Weibchen während der Brutperiode	70
4.3.2.	L. e. meridionalis: Zwischengeschlechtliche Kontakte von nicht miteinander verpaarten Individuen	70
4.3.3.	Zwischenstand	74
4.4.	Brutbiologische Daten	75
4.4.1.	Beginn und Verlauf der Brutperiode, Zweitbruten, Ersatzbruten	75
4.4.2.	Gelegegröße, Brutdauer und Nestlingszeit	75
4.4.3.	Geschlechtsspezifische Arbeitsteilung bei der Jungenaufzucht	78
4.4.4.	Bruterfolge und Brutverluste	78
4.4.5.	Zur Auflösung des Paarzusammenhalts nach erfolgreicher Brut	79
4.4.6.	Zwischenstand	79
5.	Schlußfolgerungen	82
5.1.	Zum Sexualdimorphismus	82
5.2.	Zur südlichen Rassengruppe	83
5.3.	Zur nördlichen Rassengruppe	84
5.4.	Zur Entwicklungsgeschichte der Raubwürgerrassen	84
6.	Zusammenfassung	86

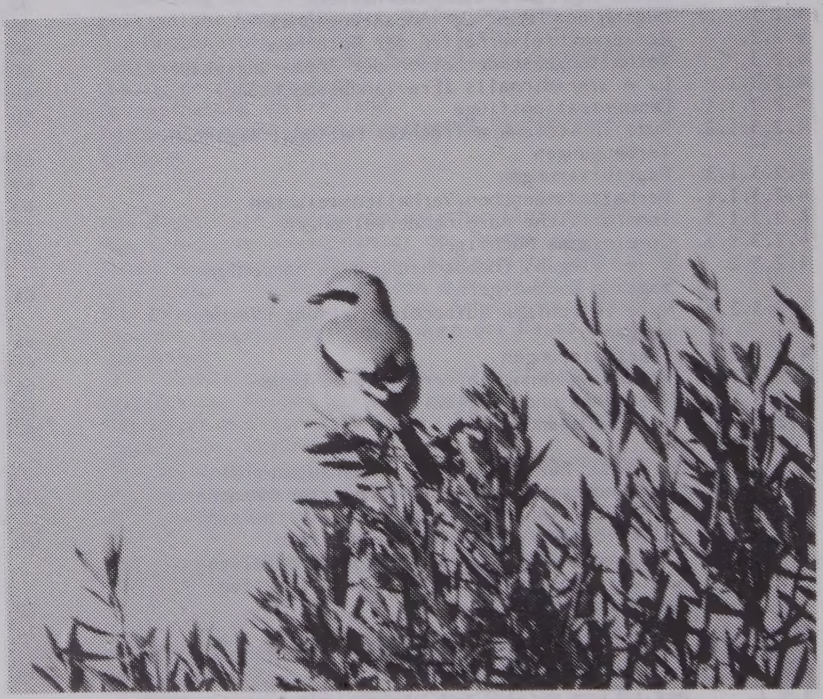


Abb. 1: Der Raubwürger (Lanius excubitor): Aufnahme aus dem tunesischen Beobachtungsgebiet (L.e. elegans; Männchen Nr. 7)

1. Einleitung

Der Raubwürger ((Lanius excubitor),Abb.1 ,ist ein Sperlingsvogel aus der Familie der Laniidae oder Würger. Wie alle Arten dieser Familie ist er carnivor. Sein Beutespektrum reicht von Insekten über kleine Wirbeltiere bis hin zu Vögeln (Bäsecke 1941; Bohac 1964; Grönlund et al., 1970 ; Gwinner u. Saint-Paul 1967; Haensel u. Heuer 1970 u. 1974; Hofmann 1968; Löhrl 1962; Mester 1965; Oeser 1974; Pell and Hodson 1970; Schnurre 1965; White 1963). Die meist auf Ansitzjagd erspähte Beute wird mit dem harkig gekrümmten, falkenähnlichen Schnabel getötet (Cade 1967) und vor dem Fressen meist auf Dornen und Äste gespießt und in Astgabeln geklemmt (Lorenz u. Saint-Paul 1968; Schmidt 1973; Thielcke 1956). Der Raubwürger bevorzugt auf Grund seines Jagdverhaltens offene Biotope. Allen Beobachtungen nach ist er eine ganzjährig territoriale Art (Bergstrom 1957; Blume 1957; Boyd 1957; Burstert 1897; Ochs 1895; Radtke 1956; Schön 1978; Ullrich 1971; Zimmermann 1955). Zwischen Brut- und Winterrevieren können bei den nördlichen Rassen zum Teil weiträumige Verschiebungen auftreten (Dementiev 1954; Vaurie 1955).
Das Verbreitungsgebiet des Raubwürgers ist das größte seiner Familie. Es erstreckt sich über weite Teile der Palaearktik,Nordafrika und den Norden Nordamerikas. Die Art wurde nach morphologischen Kriterien in zahlreiche Unterarten aufgeteilt (Brehm 1854; Dementiev 1954; Hartert 1910; Ogilvie-Grant 1902), die zum Teil unvermischt aneinandergrenzen, zum Teil ausgedehnte Überlappungszonen bilden (Erlanger 1899; von Homeyer 1880; Jany 1948; Salomonson 1949). Die Abb. 2 zeigt das Verbreitungsgebiet von Lanius excubitor und die Unterteilung der Art in 21 Unterarten. Die Rassen sind in eine nördliche (A,B,C,...) und eine südliche (1,2,3...) Rassengruppe getrennt (Olivier 1944; Schiebel 1906; Vaurie 1955); eine Bastardisierungszone zwischen den beiden Gruppen ist nicht bekannt. Die gewählte Rassengliederung folgt im wesentlichen den Ausführungen Oliviers (1944), nur das Vorkommen von L. e. melanopterus, der nach Olivier den äußersten Norden Europas, also Nordschweden, Lappland und das nördliche Tiefland der UDSSR bewohnt, wurde nach Salomonson (1949) mit in das Verbreitungsgebiet von L. e. excubitor einbezogen. Zum Vergleich sind die Rassengliederungen einiger anderer Autoren in der Legende der Abb. 2 wiedergegeben. Dort findet sich auch eine kurze Beschreibung der Adultkleider einzelner Rassen, die für alle genannten Systematiker wichtigstes Einteilungskriterium waren. Aufgrund seines Flügelbaus ordnet Eck (1973) den Namensgeber der südlichen meridionalis Gruppe der nördlichen Rassengruppe zu. L. e. meridionalis, der spanische Raubwürger, hat, wie alle untersuchten Rassen der nördlichen Gruppe (excubitor, homeyeri, przewalskii, sibiricus, mollis, invictus, borealis) runde Flügel (die neunte Handschwinge = HS 9<HS 5; HS 10>als die Kerbe an der Außenfahne von HS 8). Die Rassen koenigi, algeriensis, dodsoni, elegans, aucheri und pallidirostris haben spitze Flügel (HS 9> HS 5; HS 10<als die Kerbe an der Außenfahne von HS 8). Diese Neuzuordnung zeigt folgendes Problem: allen Gruppierungen liegt eine typologische Betrachtungsweise zugrunde, die etwas über Ähnlichkeiten aussagt, aber nicht unbedingt etwas über nähere Verwandtschaftsbeziehungen der betreffenden Rassen. Eine Einteilung nach phylogenetischen Gesichtspunkten ist nur möglich, wenn die Lesrichtung der für die Zuordnung benutzten Merkmale bekannt ist (Peters u. Gutmann 1971), d.h. wenn die ursprünglichere (= plesiomorphe) von der abgeleiteteren

Abb. 2: Verbreitungsgebiet des Raubwürgers (L. excubitor)
(Rassengliederung Olivier (1944), verändert nach Salomonson (1949))
Nördliche Rassengruppe: A galliae, B homeyeri, C przewalskii, D excubitor, E sibiricus, F mollis, G funereus, H bianchii, I invictus, K borealis,
Südliche Rassengruppe: 1 meridionalis, 2 koenigi, 3 algeriensis, 4 dodsoni, 5 elegans, 6 leucopygos , 7 buryi, 8 uncinatus, 9 aucheri , 10 pallidirostris, 11 lahtora
-.-.-.-.-. Grenze zwischen nördl. und südl. Rassengruppe nach Eck (1973).

Rassengliederungen anderer Autoren:

a) keine Trennung von nördlicher und südlicher Rassengruppe
Dementev (1954): nördl. Populationen von D sind als eigene Rasse 'melanopterus' beschrieben; galliae (A) zu excubitor (D)und przewalskii (C) zu homeyeri (B)
Hartert (1910): galliae (A) zu excubitor (D); sibiricus (E), funereus (G) und mollis (F) sind zu mollis zusammengefaßt; invictus (I) zu borealis (K) und elegans (4) zu leucopygos (6)

b) Trennung von nördlicher und südlicher Rassengruppe:
Schiebel (1906): galliae (A) zu excubitor (D); sibiricus (E), mollis (F) und funereus (G) zu major; invictus (I) zu borealis (K)
Vaurie (1959): galliae (A) zu excubitor (D); dodsoni (4) entfällt; I,K,7 und 8 fallen geographisch nicht in den untersuchten Bereich

Einige Färbungsgemeinsamkeiten, -Übergänge und -Unterschiede im Adultkleid verschiedener Raubwürgerrassen
Gemeinsamkeiten:
schwarzer Augenstreif, im Grundton grau gefärbte Oberseite, kontrastreiches schwarz-weiße Zeichnungsmuster der Schwanz- und Flügelfedern; das weiße Zeichnungsmuster der Handschwingen bildet in allen Rassen den 1. Flügelspiegel. In beiden Rassengruppen existieren "helle" Untergruppen (A,B,C und 5,6,8,9,10,11), bei denen das Weiß der Schwanz- und Flügelfedern viel ausgedehnter ist, als bei den insgesamt dunkleren, rein einspiegeligen Rassen; in beiden Rassengruppen bewohnen die hellsten Rassen die ariden Steppen- bzw. -Wüstengebiete.
Unterschiede:
Bei den einspiegeligen Rassen der nördlichen Rassengruppe (E,F,G,H,I,K) ist das Grau der Oberseite bräunlich überlau-

zu Abb. 2

fen; die Unterseite ist schmutzig weiß und zeigt Reste einer grauen Querwellung, die im Jugendkleid dieser Rassen die gesamte Kehl- und Bauregion überzieht. Die einspiegeligen Rassen der südlichen Rassengruppe (1,2,3,7,8) sind oberseits schiefergrau und auch die Unterseite ist kräftig grau oder rosa (L. e. meridionalis) gefärbt. Sie zeigt nie eine Querwellung, die übrigens bei den genannten Rassen - und allen anderen Rassen der südlichen Rassengruppe - auch im Jugendkleid nur angedeutet ist. Bei den hellen Rassen beider Rassengruppen erfaßt die Ausbildung des weißen Flächenanteils der Armschwingen unterschiedliche Fahnenbereiche (Ogilvie-Grant, 1902; Schiebel, 1906).

Übergänge:

Für die nördliche Rassengruppe beschreibt Salomonson (1954) in einer detaillierten Studie die Rasse L.e. excubitor als Bastardisierungsform zwischen den Rassen A,B,C und D. Zwischen A,B, C selber, und D,E,F,G,I, K lassen sich keine festen Grenzen ziehen. Stufenlose Übergänge zwischen den einspiegeligen Rassen des Ostens und den zweispiegeligen des Westens beschrieb ebenfalls von Homeyer (1880).

In der südlichen Rassengruppe wurde im Nordwestafrikanischen Verbreitungsgebiet die Rasse dodsoni (4) von Erlanger (1899) als Bastardisierungszone zwischen 3 und 5 genannt. Auch Jany (1948) beschrieb unter Hinweis auf die Glogersche Regel das stufenlose Hellerwerden dieser Rassen und korrelierte es mit der Abnahme der Niederschlagsmenge. Für den saudiarabischen und asiatische Bereich sind mir keine detaillierten Untersuchungen bekannt. Die Beschreibungen, und zum Teil weiteren Untergliederungsversuche der Rassen 9,10 und 11 (Meinertzhagen 1953) könnten aber dahingehend interpretiert werden, daß die anhand der Färbung offensichtlich schwer zu charakterisierenden Rassen mindestens teilweise den Charakter von Mischpopulationen haben.

(= apomorphen) Variante eines Merkmals unterschieden werden kann. In diesem Fall würde eine Zusammenfassung der Träger des abgeleiteten Merkmals gleichzeitig ihre engere Verwandtschaft begründen (Hennig 1950 u. 1966). Für ein Verständnis der Lesrichtung von Merkmalsreihen müßte der entwicklungsgeschichtliche Anpassungsvorgang rekonstruiert werden, in dem Form und Funktion eines betrachteten Merkmals im Sinne einer Ökonomisierung abgewandelt wurden (Bock u. v. Wahlert 1965). Im Falle des Flügelbaus der Raubwürgerrassen müßte wahrscheinlich gemacht werden, daß sich die Rundflügligkeit aus der Spitzflügligkeit entwickelt hat, wenn anhand dieses Merkmals gezeigt werden soll, daß die Zugehörigkeit des spanischen Raubwürgers zur nördlichen Rassengruppe Ausdruck einer näheren Verwandtschaft ist. Dabei gilt die Voraussetzung, daß die Rundflügligkeit bei verschiedenen Rassen nicht unabhängig entwickelt wurde. Ist dagegen die Spitzflügligkeit das abgeleitete Merkmal, kann über die Verwandtschaftsbeziehungen der Träger des ursprünglichen Merkmals keine Aussage gemacht werden.

Mein eigener Versuch, bei Lanius excubitor Merkmalsgeschichte zu rekonstruieren, und so einen Zugang zur Entwicklung der Rassengruppen zu erhalten, erhielt seinen Anstoß aus einem umfangreichen Hypothesengebäude, das sich aus Freilandbeobachtungen und morphologischen Untersuchungen an je einer Rasse der nördlichen und südlichen Rassengruppe entwickelt hatte. Dorka und Ullrich (1975) verglichen zunächst unter der Annahme systematischer Verknüpfung zwischen nahrungsökologischer Situation und Verhalten den mitteleuropäischen Raubwürger L. e. excubitor mit dem spanischen Raubwürger L. e. meridionalis. Ihre Feldbeobachtungen deuteten darauf hin, daß beim spanischen Raubwürger im Winter nicht die krasse Trennung der Paarpartner erfolgt, wie dies bei der nördlichen Rasse der Fall ist. Die Autoren vermuteten, daß sich bei der nördlichen Rasse aufgrund einer winterlichen Nahrungsverknappung stark aggressionsgestimmtes und territoriales Verhalten entwickelt hat, das keinen Raum läßt für partnerbezogene Verhaltensweisen. Dieses Modell bot ihnen auch eine Erklärung für die komplizierten Abläufe bei der Paarbildung des mitteleuropäischen Raubwürgers, der bis dahin allgemein als dauerehig angesehen wurde (Burstert 1897; Feindt 1955; Ullrich 1971). Die in zwei Phasen aufgespaltene Paarbildung, herbstliche - Oktober bis Mitte November - und spätwinterliche - Ende Januar bis Mitte März, (Schön 1978; Ullrich 1971), konnte so von einer ganzjährigen Paarbindung (= Dauerehigkeit) abgeleitet werden, wie sie sie bei der südlichen Rasse vermuteten. Zusammenfassend ist hieraus eine erste Hypothese zu formulieren:
L. e. excubitor ist saisonehig; L. e. meridionalis ist dauerehig. Das Paarbindungsverhalten ist jeweils typisch für die nördliche bzw. südliche Rassengruppe. Die Saisonehigkeit leitet sich von der Dauerehigkeit ab und stellt eine Anpassung an winterliche Engpässe in der Nahrungsversorgung dar, die ein gemeinsamer Vorfahre aller Rassen der nördlichen Rassengruppe entwickelt hat.
Diese möglichen Beziehungen aufnehmend, ging ich der Frage nach, inwieweit Unterschiede im geschlechtsspezifischen Kontaktverhalten ihrerseits selektiv wirksam sein könnten. Die erste Überlegung war, daß, wenn sich die Anpaarung jedes Jahr neu vollziehen muß, Strukturen vorteilhaft sein könnten, die ein rasches Erkennen, bzw. Zusammenfinden der Geschlechter ermöglichen. In diesem Sinn war mein erster Untersuchungsschritt - die Suche nach einem Sexualdimorphismus -

als Suche nach einem derart abgeleiteten Merkmal zu verstehen.
Die Idee dazu hatte der auf den ersten Blick in beiden Geschlechtern gleichgefärbte mitteleuropäische Raubwürger selbst geliefert: die bei adulten Weibchen häufiger als bei adulten Männchen auftretende Wellung der Brust (Hartert 1910) schien ein erstes Indiz für einen Sexualdimorphismus zu sein. Ich habe das bei dieser Rasse variable, schwarzweiße Muster der Steuerfedern (Abb. 6) auf seine Geschlechtsspezifität hin überprüft, da der Schwanz im interspezifischen Kontaktverhalten eine wichtige Rolle spielt. In Droh-, Beschwichtigungs- und anderen partnerbezogenen Situationen wird der Schwanz gespreitzt, wobei der Grad des Spreizens identisch ist mit dem Grad der Erregung (Ullrich 1971). Bei gespreizten Schwanzfedern tritt das schwarz-weiße Zeichnungsmuster optimal in Erscheinung.
Die Ergebnisse der vergleichenden Untersuchung des Schwanzzeichnungsmusters von Männchen und Weibchen beim spanischen und mitteleuropäischen Raubwürger (Dohmann 1977) führten zur Formulierung einer zweiten Hypothese:
Der Sexualdimorphismus im prozentualen Schwarzanteil der Schwanzfedern bei L. e. excubitor, der bei der spanischen Rasse nicht vorhanden ist, ist ein Merkmal aller Rassen der nördlichen Rassengruppe und eine gemeinsame Anpassung an womöglich zeitlich verkürzte Anpaarungszeit.

Die vorliegende Arbeit sollte diese Hypothesen überprüfen. Ich untersuchte alle mir zugänglichen Rassen auf Sexualdimorphismus im Schwarzanteil der Schwanzfedern. Der hypothetischen Dauerehigkeit ging ich anhand von Beringungen individueller Paare bei zwei Rassen der südlichen Rassengruppe, L. e. meridionalis und L. e. elegans, nach.
Es ist zwar nicht gebräuchlich, die Ergebnisse in der Einleitung vorwegzunehmen, aber so viel möchte ich verraten, daß sich weder der spanische noch der nordafrikanische Raubwürger als dauerehig erwiesen. Die Befunde zum Verhalten dieser beiden Rassen lassen aber neue Deutungsmöglichkeiten zu.

2. Erhebung der Daten und Auswertungsmethoden

2.1. Museen und Balgmaterial

Die untersuchten Bälge stammen aus folgenden Museen:
Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt
Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart
Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn
Zoologisches Museum der Humboldt Universität, Berlin
Zoologische Staatssammlung, München
American Museum of Natural History, New York
American Museum of Natural History and History of Men, Smithsonian Institution, Washington D.C.
Museum of Natural Sciences, National Museum of Canada, Ottawa
Museum of Comperative Zoology, Cambridge, Mass.
Zoologische Sammlung der Cornell University, Ithaca, N.Y.
Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
Von den jeweils vorhandenen Bälgen wurden nur solche mit Geschlechtsangabe zur Auswertung herangezogen (vergl. auch 2.1.1.). Die insgesamt 692 untersuchten Bälge verteilen sich folgendermaßen auf zehn Rassen:

südliche Rassengruppe:	♂	♀
RASSE:		
algeriensis	17	8
aucheri	25	14
buryi	14	7
elegans	45	23
koenigi	16	12
meridionalis	10	17
nördliche Rassengruppe:	♂	♀
RASSE		
borealis	75	87
excubitor	103	71
homeyeri	18	8
invictus	57	65

2.1.1. Schwierigkeiten bei der Zuordnung des Balgmaterials
Die eindeutige Zuordnung eines Balges zu einer Rasse war mir im Verbreitungsgebiet des mitteleuropäischen Raubwürgers, das in den Wintermonaten auch von anderen Rassen aufgesucht wird (z.B. Troller 1937), nicht immer möglich. Die Zweifelsfälle waren aber zahlenmäßig so gering, daß ihr Einfluß auf das Ergebnis zu vernachlässigen ist.
Bei einigen untersuchten Bälgen, ebenfalls der Rasse L. e. excubitor, scheint das Geschlecht nicht anhand der Gonaden, sondern anhand der Brustzeichnung bestimmt worden zu sein. Braungraue Wellenlinien auf der ansonsten einheitlich weißen Brust galten noch in Naumanns Naturgeschichte der Vögel (Naumann 1905) als sicheres Merkmal des weiblichen Geschlechts. Schon Hartert (1910) weist darauf hin, daß diese Wellung einmal altersabhängig ist und zum anderen nicht nur einem Geschlecht zugeordnet werden kann.

2.1.2. Auswertung des Balgmaterials
Von jedem untersuchten Raubwürger photographierte ich die Schwanzfedern und zwar zunächst alle, zum Schluß nur die drei äußeren Steuerfedern einer jeden Seite. Dies, weil die drei äußeren Schwanzfedern am stärksten variieren und ich annahm, eventuell vorhandene geschlechtsspezifische Unterschiede könnten hier am ehesten sichtbar werden.
Der Vergleich des schwarz-weißen Musters der drei äußeren Steuerfedern von Männchen und Weibchen stieß zunächst auf Schwierigkeiten. Entsprechende Federn variieren hinsichtlich der Größe, der Form und der Lage der Schwarzfläche (vgl. Abb. 6). Mit den mir zur Verfügung stehenden Mitteln war es nicht möglich, diese drei Größen auf einen Nenner zu bringen, vor allem, da ich keine durchgehenden Abhängigkeiten der Größen untereinander fand. Die Form der jeweiligen Fläche zu beschreiben, oder gar zu messen, erwies sich bei der Fülle der verschiedenen Möglichkeiten und der Komplexität der Flächen als zu schwierig. Deshalb habe ich mich darauf beschränkt, bei jeder Feder die Schwarzanteile zu einer kompakten, die gesamte Federbreite gleichmäßig von unten her ausfüllenden Fläche zusammenzuziehen und deren Längendehnung in Prozent der Gesamtfederlänge zu messen. Die Werte der drei äußeren Federn faßte ich zusammen und erhielt als Vergleichsgröße den relativen Schwarzanteil der Federn ST 6 + ST 5 + ST 4. Anhand dieser Größe verglich ich Männchen und Weibchen der untersuchten Rassen.
Als statistisches Vergleichsverfahren benutzte ich den

Man-Whitney-U-Test (Sachs 1968, Weber 1972).

2.2. Zusätzliche Daten für die morphologische Untersuchung
Ergänzend zum Balgmaterial konnte ich die Mauserfedern von vier im Käfig gehaltenen Raubwürgern der Rasse L. e. excubitor untersuchen. Eine sichere Geschlechtsbestimmung war hier gewährleistet. Daten eines farbberingten freilebenden Würgerpaares derselben Rasse konnte ich ebenfalls in die Auswertung mit einbeziehen.
Bei den in Caceres, Spanien und in Maknassy, Tunesien gefangenen Raubwürgern photographierte ich ebenfalls die Schwanzfedern. Soweit ich das Geschlecht der Vögel durch Beobachtung bestimmen konnte, zog ich ihr Schwanzzeichnungsmuster mit in die morphologische Untersuchung ein.

2.3. Die Beobachtungsgebiete der Freilandstudie
Für die Untersuchungen am spanischen Raubwürger fiel die Wahl des Beobachtungsgebietes auf den Westen der Provinz Caceres (Abb. 3). Das exzessiv genutzte Weidegebiet war vom Gelände her übersichtlich und bot ungestörte Arbeitsmöglichkeiten.
Die wellige, mit Granitblöcken gesprenkelte Landschaft war von Brombeerhecken durchzogen, die neben einzelnen Kork- und Steineichen ausreichende Nistmöglichkeiten boten. Das Beobachtungsgebiet grenzte im Westen an lichte Stein- und Korkeichenwälder.
In Tunesien war die Wahl des Beobachtungsgebietes schwieriger. Die Unmöglichkeit ruhigen Arbeitens erwies sich als eigentliches Problem. In der Olivenplantage Maknassy (Abb. 4.2), war ich zwar vergleichsweise ungestört, aber die Monotonie der Baumreihen stand einer kontinuierlichen Beobachtung individuell beringter Raubwürger sehr im Wege. Außerdem steigerte sich auch hier das Interesse, vor allem der Kinder, an Fang und Nestersuche in einem für die Population und die Beobachtung ungünstigem Maß. Aus diesem Grund bemühte ich mich während des dritten Tunesienaufenthalts um die Erlaubnis, zusätzlich im Nationalpark Bouhedma (Abb. 4.3) zu beobachten.
Der Park umschließt Reste der ehemals für weite Teile des Landes charakteristischen Akaziensteppe. Dieses Biotop war von der Übersichtlichkeit und der Ungestörtheit her ideal, doch waren Beringungen hier nicht zugelassen. Die Beobachtungen im Nationalpark Bouhedma beschränkten sich auf einen Zeitraum von zehn Tagen.

2.4. Jahreszeitliche Lage der Beobachtungszeiträume und Umfang der Beringungen
Die Beobachtungen verteilen sich bei L. e. meridionalis auf vier Jahre, bei L. e. elegans auf zwei Jahre (Abb. 5). Schwergewichtig beobachtete ich in der Anpaarungs- und Brutzeit, beim spanischen Raubwürger zusätzlich im Oktober und im Dezember.
Die 82 individuell beringten Raubwürger (Tab. 1) erhielten in beiden Beobachtungsgebieten laufende Nummern, durch die sie auch im Text gekennzeichnet sind. Die zur Identifikation zunächst ausschließlich benutzten farbigen Plastikringe der Vogelwarte Radolfzell erwiesen sich dabei als nur bedingt haltbar. Sie wurden ab Dezember 1980 mit Aluringen kombiniert. Insgesamt bissen mindestens 19 Raubwürger einen Teil der Farbringe ab und bei zweien lag der Verdacht einer kompletten 'Entringung' vor. 16 'teilentringte' Individuen konnten eindeutig identifiziert, wieder gefangen und neu markiert werden.
Bei den gefangenen Raubwürgern konnte ich diesjährige, beziehungsweise

Abb. 3.1.

Abb. 3.2.

Abb.3.1-3.2.: L.e. meridionalis: Das Beobachtungsgebiet 'Casar de Caceres'

3.1.: Karte des Beobachtungsgebietes (gezeichnet nach Grundbesitzkarten 1:5000 des Katasteramtes Caceres der Verlauf der Eisenbahnlinie, der Hochspannungsleitung und die Standorte von Hecken und Bäumen (nördl. der gepunkteten Linie) wurden im Gelände eingetragen).

3.2.: Aufnahme aus dem Revier "Doppelmauer"

Abb.4.1.

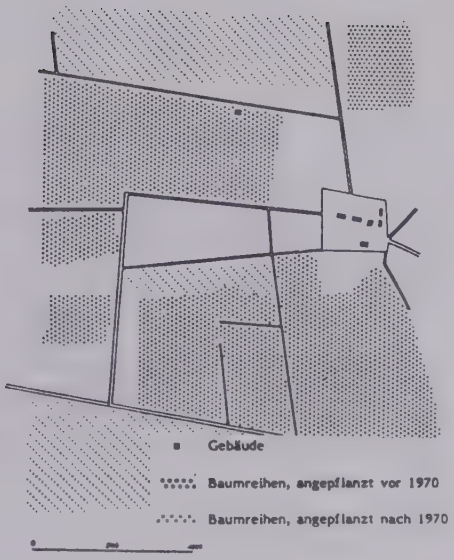


Abb. 4.2.

Abb. 4.3.

Abb. 4.1.-4.3.: L.e. elegans: Die Beobachtungsgebiete

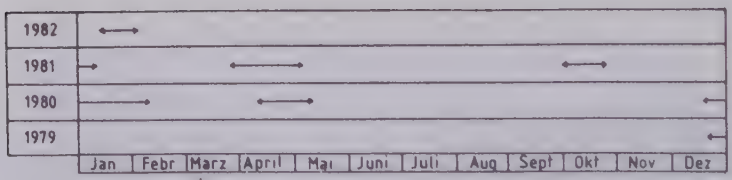
4.1.: Lage der Beobachtungsgebiete (Die beiden Beobachtungsgebiete sind durch den Gebirgszug des Bou Hedma getrennt. Während der Ort Maknassy an das Straßennetz angeschlossen ist, ist der Nationalpark Bou Hedma nur von Mezzouna her über eine 40km lange Piste zu erreichen.)

4.2.: Karte des Beobachtungsgebietes Maknassy (Die Karte wurde nach Luftbildaufnahmen des kartographischen Amtes Tunis gezeichnet).

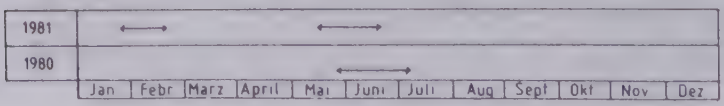
4.3.: Aufnahme aus dem Beobachtungsgebiet "Bou Hedma"

Tab. 1: Rassen- und Geschlechtszugehörigkeit der beringten Raubwürger

L. e. meridionalis n=59			L. e. elegans n=23		
♂♂	♀♀	?	♂♂	♀♀	?
26	21	12	9	8	6



5.1. im spanischen Beobachtungsgebiet



5.2. im tunesischen Beobachtungsgebiet

Abb. 5.1. und 5.2.: Jahreszeitliche Verteilung der Beobachtungsabschnitte

vorjährige Individuen von Individuen unterscheiden, die die erste Großgefiedermauser bereits hinter sich hatten.
Bei ersteren waren die 9., 8., 7. und 6. Armschwinge deutlich schwärzer und weniger stark abgenutzt als die restlichen Arm- und Handschwingen. Ich photographierte und wog alle gefangenen Individuen und maß die Länge der 1. und 6. Steuerfeder,die Gesamtflügellänge und die Länge der 7. Handschwinge.. Die Geschlechtszugehörigkeit bestimmte ich nur nach ausführlichen Beobachtungen in der Anpaarungs- und Brutzeit.
Weiter beringte ich beim spanischen Raubwürger neun Bruten, beim tunesischen Raubwürger fünf Bruten. Geschwister erhielten anfangs gleiche Farbringe,die ich zur Tarnung grau übermalte, später, wegen der erwähnten Unplanmäßigkeiten, Aluminiumringe.

2.5. Datenerhebung im Freiland
In jedem Beobachtungszeitraum suchten wir zu Beginn das Gebiet weiträumig nach individuell bekannten Raubwürgern ab. Danach versuchte ich, Lücken im Revierverband der beringten Würger durch weitere Fänge zu schließen. Besonders wichtig war mir, unberingte Paarpartner beringter Individuen zu markieren.
In der Brutzeit suchte ich die Neststandorte aller bekannten Paare und kontrollierte sie regelmäßig.
Dauerbeobachtungen beringter Individuen sprach ich auf Band. Die Dauerbeobachtungen folgten in ihrer Verteilung auf die einzelnen Reviere keinem festen Schema. Wegen der Kürze der Beobachtungsperioden erschien es mir sinnvoller, situationsabhängig zu beobachten. So suchte ich zum Beispiel während der Anpaarungsperiode nach Revieren, in denen sich Weibchen aufhielten, oder in der Brutperiode nach Revieren, in denen die Weibchen gerade bei der Eiablage waren.
Die gesamte reale Beobachtungszeit (die Zeit, in der ein bestimmtes Individuum kontrolliert wurde), belief sich im spanischen Beobachtungsgebiet auf 630 Stunden, im tunesischen Beobachtungsgebiet auf 206 Stunden.
Als statistische Auswertungsmethoden für die Freilanddaten wurden der χ^2-Test, der t-Test und der Man-Whitney-U-Test herangezogen. Unterschiede von Mittelwerten wurden auch über ihre Konfidenzbereiche bestimmt (Dixon and Massey 1957; Siegel 1956). Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p \leq 5\%$ wurde Signifikanz angenommen.

2.6. Beobachtungen an handaufgezogenen Raubwürgern L. e. elegans
Da sich Beobachtungen individueller Vögel in Tunesien aus den bereits genannten Gründen als schwierig erwiesen, zog ich 1980 drei Nestjunge dieser Rasse von Hand auf. Von den drei Geschwistern erwies sich gelb als Weibchen und rot als Männchen; grün entzog sich aufgrund seines indifferenten Verhaltens einer eindeutigen Geschlechtsbestimmung. Weibchen gelb und Männchen rot brüteten 1981 und 1982. Sie zogen 1981 erfolgreich einen Jungvogel groß.
Beobachtungen an diesen drei Vögeln hielt ich schriftlich fest, sprach sie auf Band (59 Stück) oder filmte sie mit Video (4 Std.). Bei jedem Vogel zeichnete ich in der Zeit vom 19.1. bis zum 8.3. 1982 zwei Tage lang die gesamte Ruf- und Gesangsaktivität auf.

3. Die Ergebnisse der morphologischen Untersuchung

3.1. Das Schwanzzeichnungsmuster des Raubwürgers

Die gespreizten Schwanzfedern des Raubwürgers zeigen, von oben gesehen, ein kontrastreiches Muster mit schwarzem Mittelteil und weißen Seiten- oder Randpartien. 16 solcher schwarz-weißer Schwanzzeichnungsmuster sind in Abb. 6 schematisch dargestellt. Sie beziehen sich beispielhaft auf die Rassen L. e. elegans, excubitor, invictus und meridionalis (Zur Rassengliederung von Lanius excubitor vergl. Abb. 2). Allen Schwanzzeichnungsmustern ist gemeinsam, daß der relative Schwarzanteil der Steuerfedern kontinuierlich von außen nach innen zunimmt. Dabei können bei entsprechenden Federn Ausmaß und Form der Schwarzfläche in hohem Maße variieren (vgl. Abb. 7). Bei den Rassen invictus und meridionalis spielt die formenmäßige Variation der Schwarzfläche entsprechender Federn eine untergeordnete Rolle. Das Schwanzzeichnungsmuster dieser Rassen, das sich hauptsächlich durch die Färbung der Steuerfederbasen unterscheidet, ist bis auf geringe Schwankungen im Ausmaß der Schwarzfläche sehr gleichmäßig. Bei L. e. excubitor treten, mengen- wie formenmäßig, gleichermaßen starke Schwankungen der Schwarzfläche entsprechender Federn auf. Die formenmäßige Vielfalt wird aber bei L. e. elegans noch bei weitem übertroffen, indem die Schwarzfläche hier oft bizarre Muster formt und nahezu kein Schwanzzeichnungsmuster dem anderen gleicht (vgl. auch Abb. 6; siehe auch Hartert 1910). Die Schwanzzeichnungsmuster der vier aufgeführten Rassen sind zum Teil typisch auch für andere Rassen (L. e. invictus = borealis, sibiricus, mollis, funereus; L. e. excubitor = homeyeri; L. e. meridionalis = algeriensis, koenigi, buryi; L. e. elegans = leucopygos, aucheri, pallidirostris). Die eindeutige Zuordnung eines Schwanzzeichnungsmusters zu einer dieser Gruppen ist aber nicht immer möglich, da es oft breite Mischzonen im Bereich aneinandergrenzender Rassen gibt.

Eine Altersabhängigkeit der Verteilung von Schwarz und Weiß auf den Steuerfedern ist mir aus der Literatur von den Rassen L. e. invictus und borealis bekannt (Miller 1931). Individuen im 1. Großgefieder besitzen durchschnittlich mehr Schwarz im Zeichnungsmuster der äußersten Steuerfeder (ST 6) als Individuen nach der ersten Großgefiedermauser. Formenmäßige Veränderungen der Schwarzfläche scheinen nicht aufzutreten. Da diese Erscheinung gleichermaßen Männchen und Weibchen erfaßt, sind Unterschiede im relativen Schwarzanteil der Geschlechter schon hier sichtbar. Für L. e. excubitor zeigte der Vergleich von Mauserfedern aus zwei aufeinanderfolgenden Großgefiedermausern, unter Einbeziehung der ersten Großgefiedermauser, bei zwei Individuen solche Unterschiede nicht. Die Steuerfedern aufeinanderfolgender Federgenerationen waren hier identisch.

3.2. Haben Männchen und Weibchen die gleiche Verteilung von Schwarz und Weiß auf den äußeren Steuerfedern?

Eine statistische Untersuchung an zehn Rassen.

Zum Verbreitungsgebiet des Raubwürgers vgl. Abb. 8. Die zehn untersuchten Rassen sind in der Legende dieser Abb. unterstrichen. Vier gehören zur nördlichen Rassengruppe, sechs sind Vertreter der südlichen Rassengruppe. Bei allen untersuchten Rassen wurde der relative Schwarzanteil der drei äußeren Steuerfedern von Männchen und Weibchen nach dem Man-Withney-U-Test verglichen. Zur Gegenüberstellung der Daten von Männchen und Weibchen und zum Ergebnis des statistischen Tests vgl.

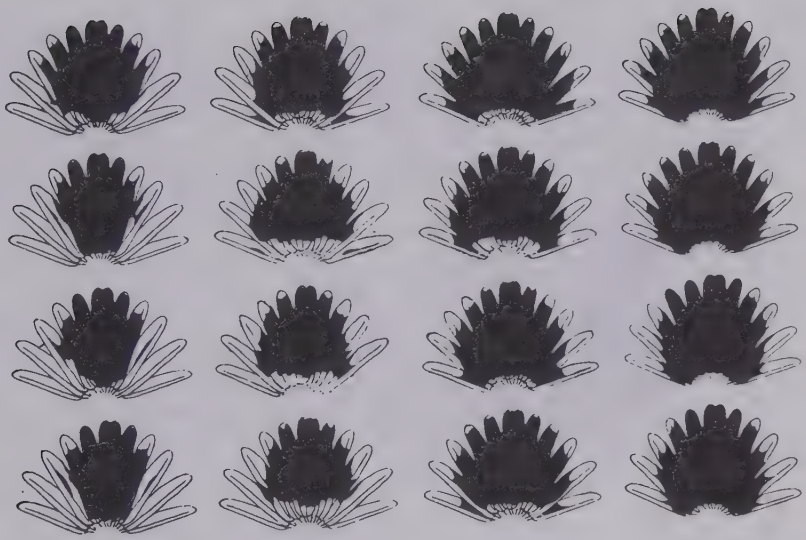


Abb. 6: Bespiele zum Schwanzzeichnungsmuster von vier Raubwürger-rassen

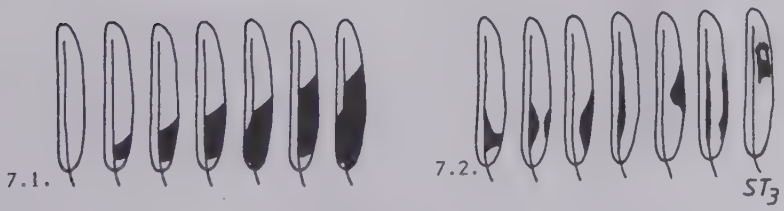


Abb. 7.1. und 7.2.: Beispiele für die unterschiedliche Musterung der äußersten Steuerfeder ST6:
7.1. eher Flächenunterschiede
7.2. eher Formunterschiede

Abb. 8: Geschlechtsspezifische Unterschiede in der Verteilung von Schwarz und Weiß auf den drei äußersten Steuerfedern bei zehn Rassen des Raubwürgers Lanius excubitor. Linienraster: Rassen mit Sexualdimorphismus; Punktraster: Rassen ohne Sexualdimorphismus. Nördliche Rassengruppe: A galliae, B homeyeri, C przewalskii, D excubitor, E sibiricus, F mollis, G funereus, H bianchii, I invictus, K borealis; südliche Rassengruppe: 1 meridionalis, 2 koenigi, 3 algeriensis, 4 dodsoni, 5 elegans, 6 leucopygos, 7 buryi, 8 uncinatus, 9 aucheri, 10 pallidirostris, 11 lahtora

Abb. 9. Ein statistisch signifikanter Unterschied in der schwarz-weiß Verteilung der äußeren Steuerfedern der Männchen und Weibchen tritt bei allen untersuchten Rassen der nördlichen Rassengruppe auf. Hier haben die Weibchen durchschnittlich mehr Schwarz im Schwanzzeichnungsmuster als die Männchen. Diese Geschlechtsspezifität im Schwanzzeichnungsmuster fehlt bei den untersuchten Rassen der südlichen Rassengruppe. Bei L. e. meridionalis, algeriensis, elegans, koenigi, aucheri und buryi sind die Unterschiede im Schwarz-Weiß-Muster in beiden Geschlechtern gleich verteilt.

3.3. Die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters ausgesuchter Individuen der Rasse L. e. excubitor

In der statistischen Erfassung von Individuen aus einem weiträumigen Verbreitungsgebiet ist der relative Schwarzanteil der Schwanzfedern der Männchen und Weibchen bei vier Rassen der nördlichen Rassengruppe signifikant unterschiedlich. Die Zuordnung eines willkürlich aus der Gesamtstichprobe entnommenen Individuums zu einem Männchen- oder Weibchen-Schwanzzeichnungsmuster ist jedoch nicht möglich. Sollte aber, wie hier angenommen, der geschlechtsspezifische Unterschied von funktioneller Bedeutung sein, muß über die statistische Unterscheidung hinaus auch eine absolute Unterscheidung möglich sein.
Im Balgmaterial einer der nördlichen Rassen mit statistisch signifikantem Geschlechtsdimorphismus, dem mitteleuropäischen L. e. excubitor, sind einige Fundorte mehrfach vertreten. Einige Bälge gleicher Fundorte können außerdem auf Grund ihrer Daten als sichere oder mögliche Brut- oder Geschwisterpaare einander zugeordnet werden. Beim direkten Vergleich des Schwanzzeichnungsmusters dieser ausgesuchten Bälge war mir aufgefallen, daß der Sexualdimorphismus deutlicher wird, der bei der Betrachtung der gesamten Stichprobe nur verwischt zum Ausdruck kommt.

3.3.1. Die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters bei Bälgen gleicher Fundorte

Die Abb. 10 zeigt den Vergleich der Schwanzzeichnungsmuster von 84 Bälgen aus 12 Fundorten. In der Regel sind die Weibchen dunkler gezeichnet als die Männchen des jeweiligen Fundortes. Ausnahmen bilden lediglich die Fundorte Mertingen und Warching; hier weisen Weibchen das hellste Schwanzzeichnungsmuster auf. Unter den Bälgen der Fundorte Ingelheim und Marburg finden sich vereinzelt relativ helle Weibchen und dunkle Männchen. Solche Unregelmäßigkeiten können meiner Meinung nach auch aus den Unsicherheiten der Geschlechtszuweisung erklärt werden (vgl. 2.1.1.).

3.3.2. Die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters bei Geschwistern

Die Abb. 11 vergleicht die Schwanzzeichnungsmuster von einem nachgewiesenen (f) und fünf möglichen Geschwisterpaaren (a-e). Auffallend ist, daß die Schwanzzeichnungsmuster der drei männlichen Geschwisterpaare sehr ähnlich, die der drei verschiedengeschlechtlichen Geschwisterpaare sehr unterschiedlich sind. Im letzten Fall sind zwei Mal erwartungsgemäß die Weibchen dunkler gezeichnet als die Männchen. Ob es sich bei dem abweichenden Mertinger Geschwisterpaar (vgl. auch Abb. 10 Mertingen) um eine Fehlbestimmung der Geschlechter oder um eine Verwechslung der Bälge handelt, wie ich annehme, sei dahingestellt.

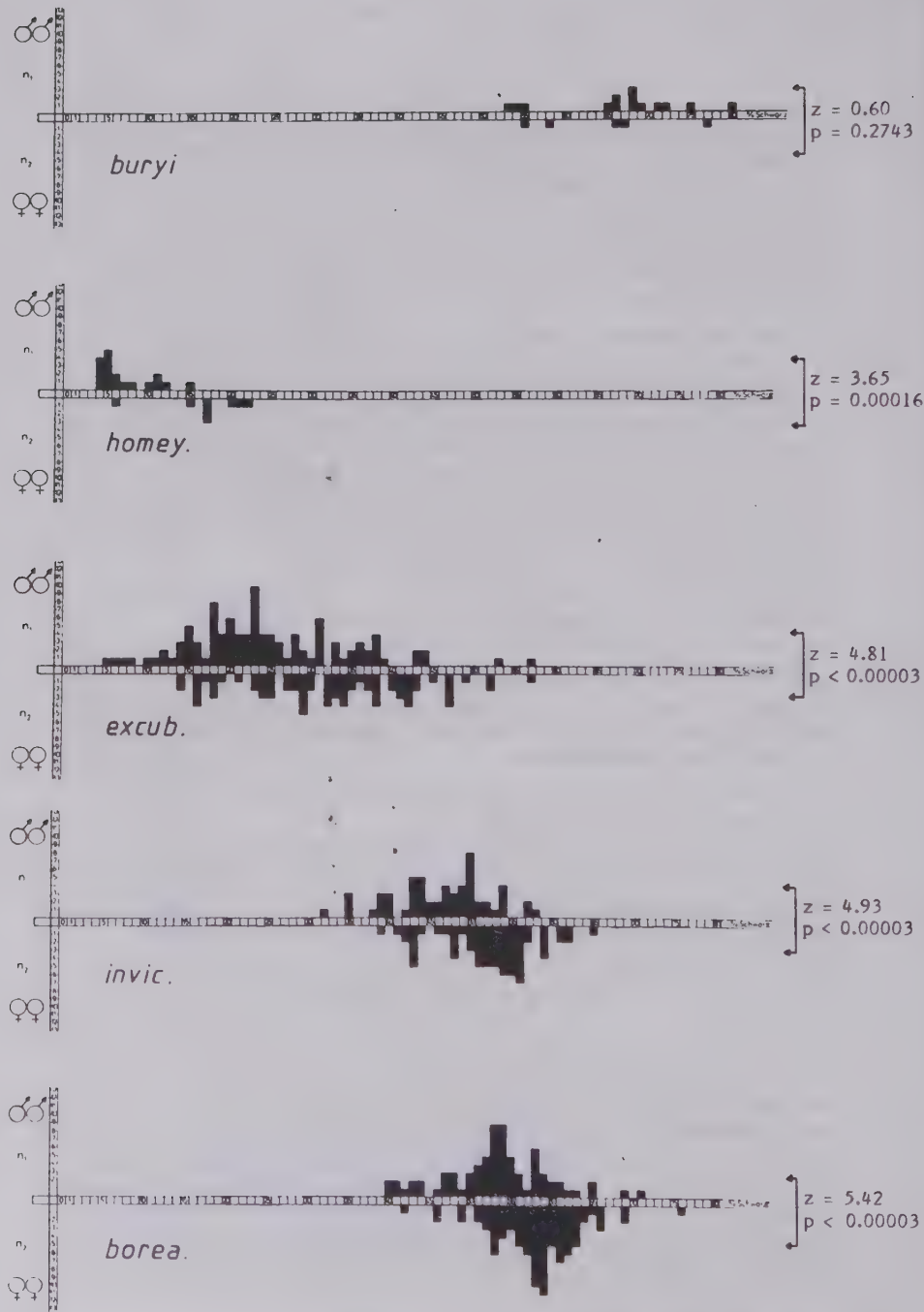
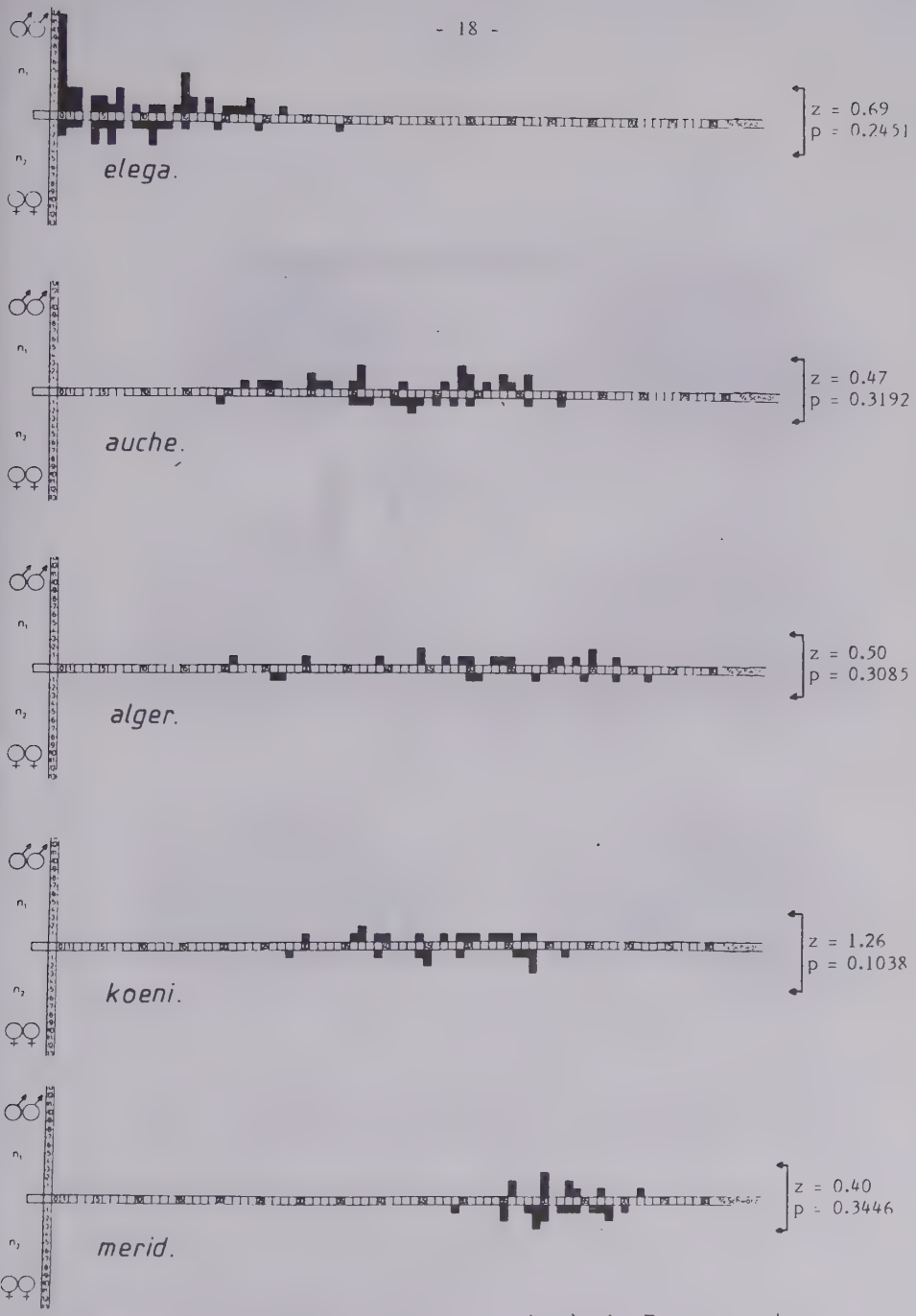


Abb. 9: Darstellung des Schwarzanteils der drei äußeren Steuerfedern bei den untersuchten Balgindividuen, getrennt nach Männchen und Weibchen. Obere



Säulen Männchen (n_1), untere Säule Weibchen (n_2); der Parameter schwarzer Flächenanteil der drei äußersten Steuerfedern ST_4-ST_6 bezogen auf ihre Gesamtfläche ist auf der x-Achse in 1% Klassen aufgetragen. Für jede Rasse ist der z-Wert des Man-Whitney-U-Tests und die zugehörige Irrtumswahrscheinlichkeit p angegeben (Ablehnungswert für die Nullhypothese p = 0.01).

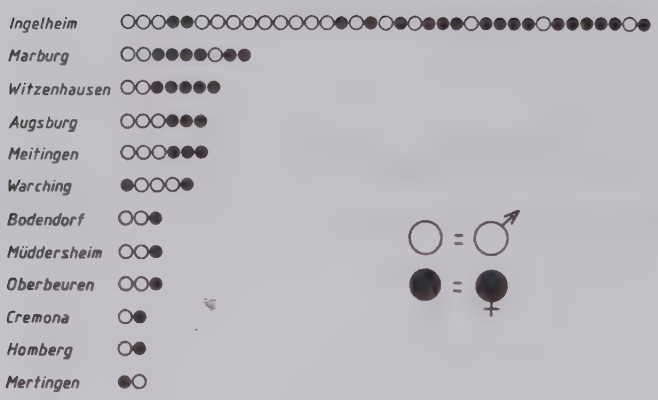


Abb. 10: Schwanzmuster von Bälgen gleicher Fundorte bei L. e. excubitor. Jede Kreissignatur steht für einen individuellen Vogel. Von links nach rechts sind die Individuen nach zunehmend höherem Schwarzanteil gereiht.

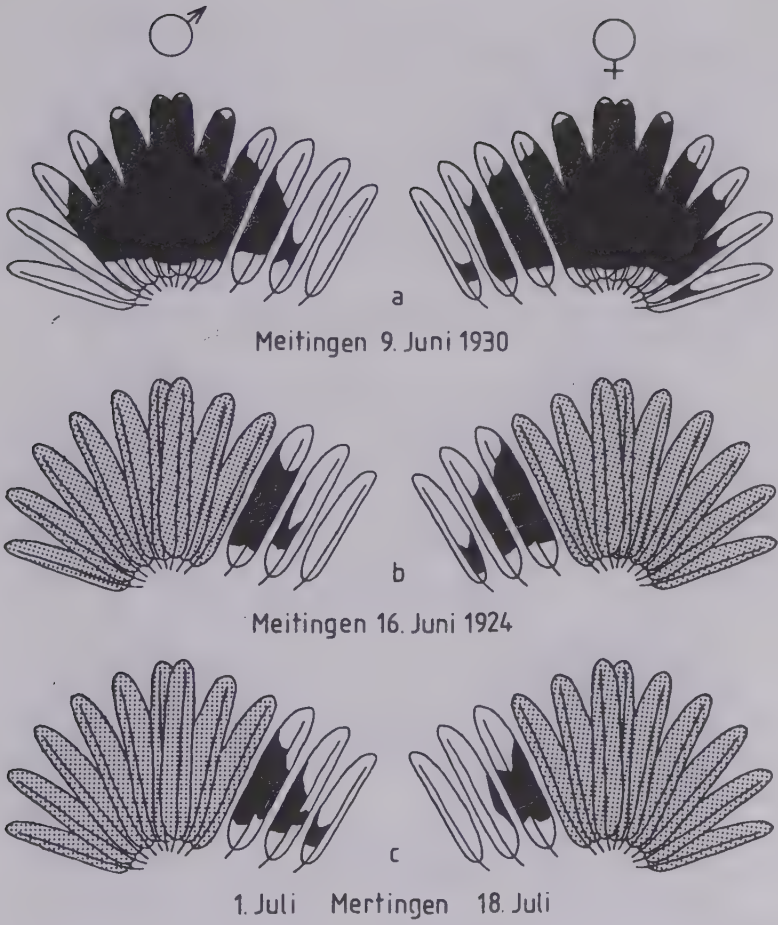
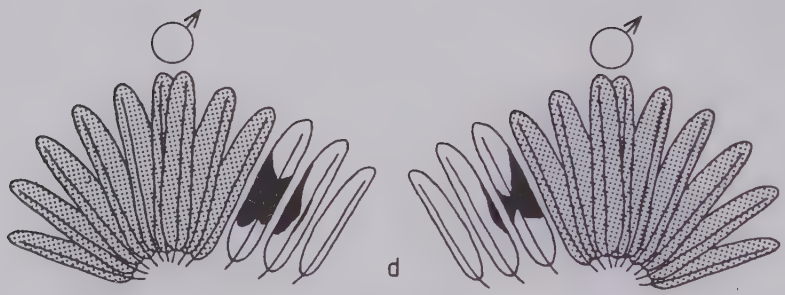
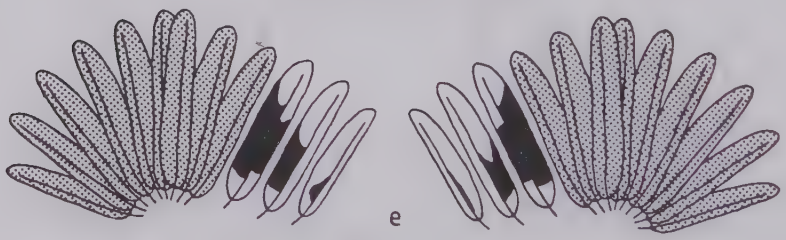


Abb. 11: Schwanzmuster von Geschwistern bei L.e. excubitor; a-c, verschiedengeschlechtliche; d-f, gleichgeschlechtliche. Gerasterte Federn sind nicht untersucht.



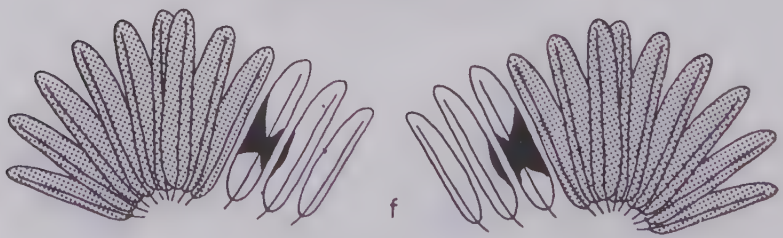
d

Wiesenfeld 15. Juli



e

Müddersheim 14. Juni



f

Käfiggeschwister

Abb. 11

3.3.3. Die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters bei Paaren

Die Abb. 12 vergleicht die Schwanzzeichnungsmuster von 3 sicheren (a-e) und 3 möglichen Brutpaaren (d-f). Regelhaft im Sinne des ermittelten Geschlechtsdimorphismus unterscheiden sich Männchen und Weibchen eines jeden Paares. Bei einem weiteren hier nicht abgebildeten Brutpaar, farbberingt von J. Hegelbach, konnte ich auf den mir freundlicherweise zur Verfügung gestellten Dias gerade soviel von der äußersten Steuerfeder sehen, um mit Sicherheit sagen zu können, daß das Weibchen auch hier ein dunkleres Schwanzzeichnungsmuster hat, als das Männchen. Bis auf weiteres sieht es also so aus, als wäre die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters auf Paarebene absolut.

3.4. Die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters bei elegans- und meridionalis-Paaren und bei drei Geschwistern von L. e. elegans

Bei zumindest einer der untersuchten nördlichen Rassen mit Sexualdimorphismus scheint die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungssmusters auf Paarebene absolut zu sein. Wie sehen im Vergleich dazu die Paare einer südlichen, statistisch nicht sexualdimorphen Rasse im Hinblick auf das Schwanzzeichnungsmuster aus? Die Abb. 13 vergleicht sieben sichere Brutpaare von L. e. elegans. Zweimal sind Unterschiede im relativen Schwarzanteil der drei äußeren Steuerfedern von Männchen und Weibchen nicht feststellbar (f-g), zweimal ist das Weibchen dunkler gezeichnet (a,d) und dreimal ist es heller gezeichnet als das Männchen (b, c, e).
Die drei handaufgezogenen Geschwister von L. e. elegans waren anhand des Schwanzzeichnungsmusters nicht zu unterscheiden. Gleichermaßen fehlt eine Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters bei Paaren des spanischen Raubwürgers L. e. meridionalis. Bei sechszehn farbberingten Brutpaaren aus Caceres, Spanien, sind siebenmal Unterschiede im Schwanzzeichnungsmuster von Männchen und Weibchen nicht feststellbar, fünfmal trägt ein Männchen, und viermal ein Weibchen das hellere Schwanzzeichnungsmuster.

3.5. Zwischenstand

Das Vorkommen der geschlechtsspezifischen Unterschiede im Schwanzzeichnungsmuster läuft parallel mit den in der Legende zu Abb. 2 aufgezeigten allgemeinen Unterschieden in der Federfärbung zwischen nördlicher und südlicher Gruppe (Abb. 8). L. e. meridionalis stimmt auch darin mit den anderen untersuchten südlichen Rassen überein. Wie schon in der Einleitung ausgeführt, ist über eine verwandtschaftliche Beziehung damit aber wenig ausgesagt. Ohne den erwarteten Unterschied im Paarbindungsmodus ergibt sich aus den bisherigen Kenntnissen zur Biologie der beiden Rassengruppen kein die Merkmalsgeschichte erhellender Hintergrund.
Eine zweite Möglichkeit wäre, in dem statistischen Sexualdimorphismus keine Adaptation, sondern ein zufällig gekoppeltes Merkmal zu sehen, ein Nebeneffekt der pleiotropen Wirkungen von Genen. Beides ist denkbar, wenn auch, was zahlreiche Beispiele belegen, geographische Variation im Ganzen gesehen adaptiv zu sein scheint. (Mayr 1963; Osche 1966; Stresemann 1943). Ein Beispiel für geographische Variation, daß nicht unmittelbar einsichtig aus dem Selektionsdruck einer veränderten Umwelt erklärt werden kann, scheint das Verhalten der Trauer-

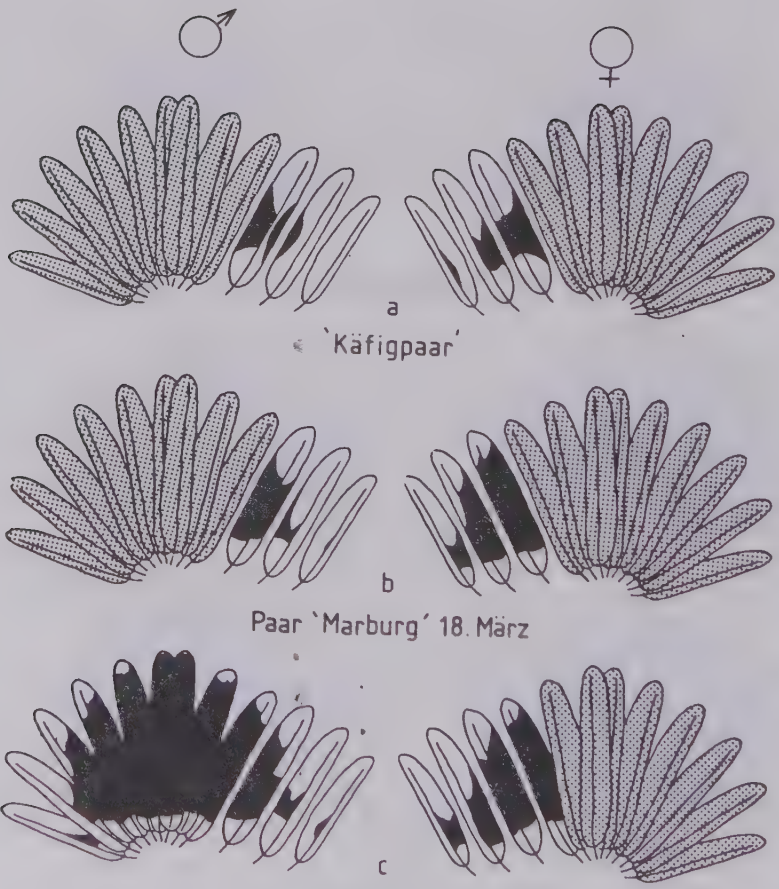
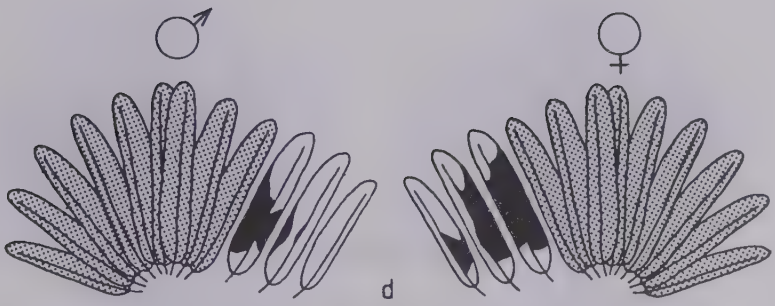
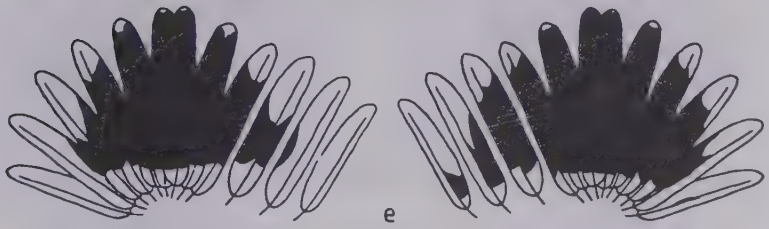


Abb. 12: Schwanzmuster von Paarpartnern bei L.e. excubitor.



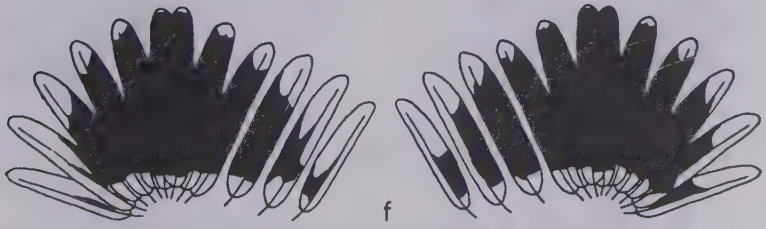
d

15.Mai Oberbeuren 14.Mai



e

18.März Cremona 18.März



f

4.Nov. Augsburg 10.Nov.

Abb. 12

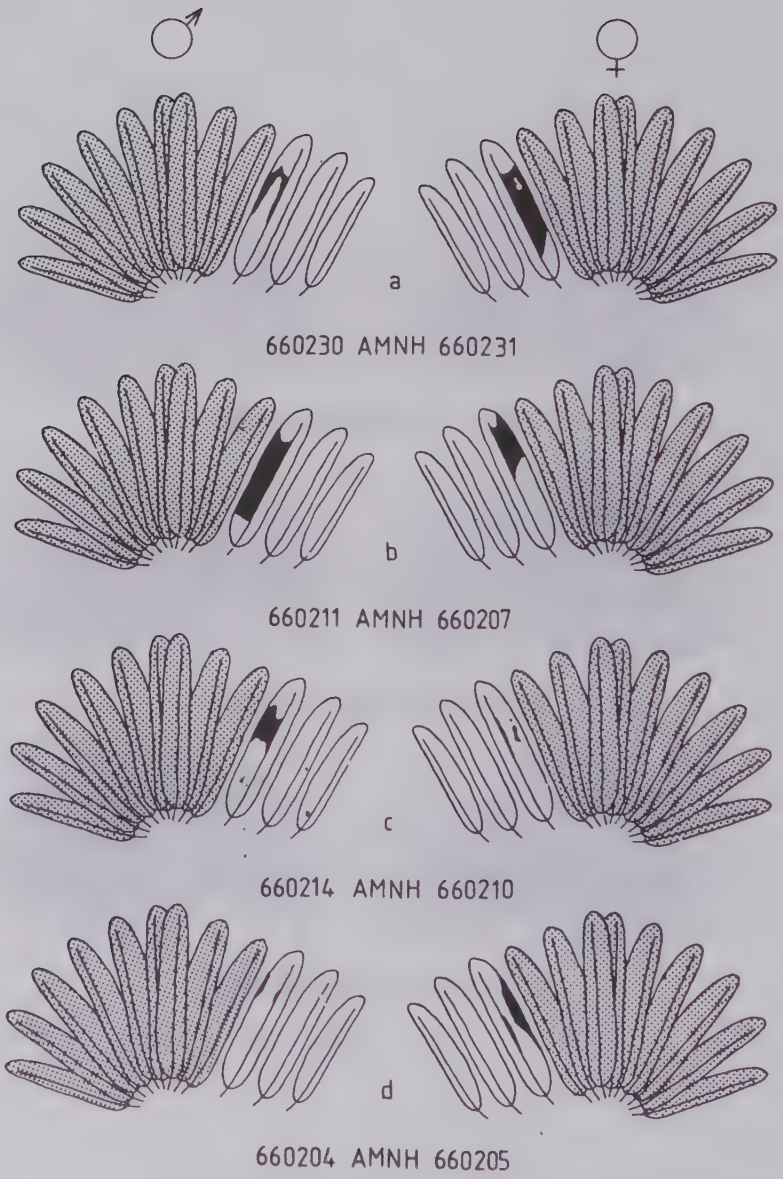
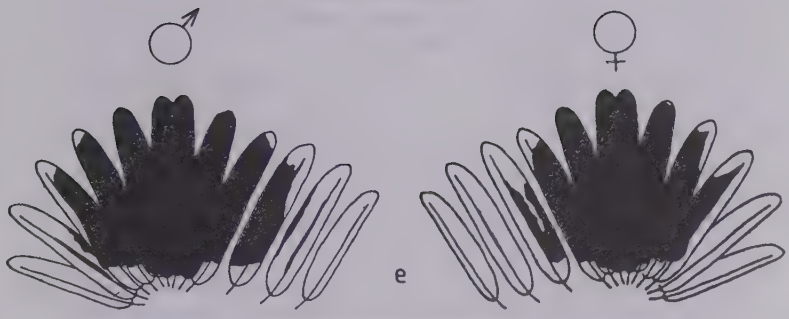
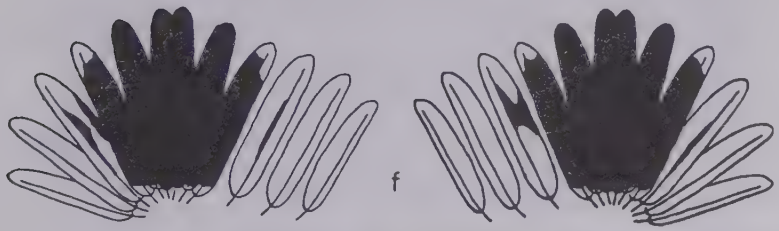


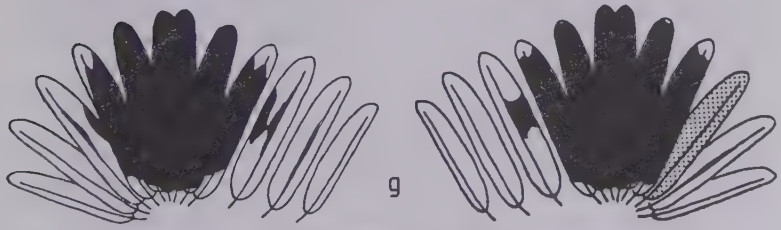
Abb. 13: Schwanzmuster von Paarpartnern bei L.e. elegans. a-d: Bälge aus dem American Musuem of Natural History (AMNH) (als Paare gesammelt), je mit zugehöriger Inventarnummer, e-g: individuell farbberingte Brutpaare aus Maknassy, Tunesien (Juni 1980).



farbber. Paar Maknassy



farbber. Paar Maknassy



farbber. Paar Maknassy

Abb. 13

schnäpperrassen (Ficedula h. hypoleuca und F. h. iberiae), die sich vorwiegend durch Verhaltensweisen unterscheiden, die zum Funktionsbereich der Paarbildung gehören (Curio 1961). Der sichere Nachweis, daß ein Merkmal funktionell neutral zu werten ist, kann vom theoretischen Standpunkt aus allerdings nie erbracht werden (Popper 1972).
Zu überdenken ist weiterhin, ob ein statistischer Sexualdimorphismus überhaupt eine Funktion erfüllen kann. Eine eindeutige Geschlechtszuordnung kann über die gesamte Stichprobe hinweg anhand der Verteilung von Schwarz und Weiß auf den Steuerfedern nicht vorgenommen werden. Andererseits legt der Vergleich verwandter und verpaarter Vögel bei L. e. excubitor nahe, daß zumindest in der Familie als kleinster Einheit die Geschlechtsspezifität des Schwanzzeichnungsmusters absolut ist. Die Prägung der Jungvögel auf ein Männchen- oder Weibchen-Muster innerhalb der Familie wäre dann sinnvoll, wenn im System der nördlichen Rassengruppe vorwiegend Verwandtenehen vorkämen. Diese Erklärung ist deshalb unbefriedigend, weil ausgeprägtes Inzuchtverhalten schon in der ersten Generation eine höhere Sterberate der Nachkommen verursachen kann. Dies könnte für Kohlmeisen (Parus major) und Paviane (Papio anubis) gezeigt werden (Blumer 1973; Greenwood et al. 1978; Packer 1977). Bei Vögeln wurden Paarungen zwischen nahe verwandten Individuen insgesamt nur in Einzelfällen nachgewiesen (Clobes, 1936; Nice 1937; Shelley 1932). Eher scheinen Mechanismen zu wirken, Inzuchtverhalten zu vermeiden (Heinroth 1910; Krebs and Davies 1978; Lorenz 1935). Eine Ausnahme bilden im Tierreich die Erzwespen (Chalcidoidea), bei denen Inzucht weit verbreitet ist; hier paaren sich normalerweise die Geschwister untereinander (Askew 1968).
Eine andere Denkmöglichkeit wäre, das Funktionieren des 'statistischen Sexualdimorphismus' durch eine vererbbare Vorliebe, zum Beispiel der Weibchen, zu erklären. Wenn Weibchen sich bevorzugt mit Männchen verpaaren, die relativ mehr Weiß an den äußersten Steuerfedern haben als sie selbst, könnte ein entsprechender Polymorphismus dieses Merkmals entstehen, mit einer unterschiedlichen Häufigkeitsverteilung bei Männchen und Weibchen. Eine derartige relative Vorliebe könnte gleichzeitig von anderen, die Gefiederfärbung modifizierenden Faktoren verdeckt sein. Auf die allgemeine Tendenz, daß die schwarzen Flächenanteile der Schwanz- und Flügelfedern um so stärker reduziert sind, je arider der Lebensraum der betreffenden Rasse, wurde schon in der Legende der Abb. 2 hingewiesen. Dies zeigt auch die Abb. 9. Bei den vier untersuchten Rassen mit Sexualdimorphismus nimmt insgesamt der Anteil der schwarzen Fläche auf den drei äußeren Steuerfedern ab, die geschlechtsspezifischen Unterschiede bleiben bestehen.

4. Die Ergebnisse der Freilandbeobachtungen (L. e. elegans und L. e. meridionalis) und der Beobachtungen an handaufgezogenen Raubwürgern (L. e. elegans)

4.1. Daten zum Revierverhalten

Die Auswertung der Beringungsdaten machte es möglich, Beziehungen einzelner Vögel zu bestimmten Revieren genauer zu verfolgen und so einen Einblick in die Dynamik der Population zu erhalten. Beobachtungen individueller Vögel lieferten Informationen über Grenzverläufe, Revierflächen und Verhaltensweisen im Grenzgebiet. Die

Beobachtungsgebiete wurden in der Einleitung beschrieben. Sie waren während aller Beobachtungsabschnitte von einem dichten Reviernetz überzogen, enthielten also Brut- und Winterreviere.

4.1.1. Unterschiede im Revierverhalten von Männchen und Weibchen
Der Vergleich der Beringungs- und Wiederfunddaten macht bei den beiden Rassen einen Unterschied im Revierverhalten von Männchen und Weibchen deutlich, der mit der Bindung an ein bestimmtes Revier zu tun hat (Abb. 14.1 -14.4). Die Spanne, über die ein Raubwürger am gleichen Ort beobachtet werden konnte, ist bei den Männchen viel größer als bei den Weibchen. Um nur die Extreme herauszugreifen: die drei reviertreuesten Männchen von L. e. meridionalis hielten sich während aller sechs Beobachtungsperioden, das entspricht einem Zeitraum von 25 Monaten, am, oder in unmittelbarer Nähe vom Beringungsort auf. Das revierbeständigste Weibchen dieser Rasse verweilte längstens 9 Monate im gleichen Revier. Bei L. e. elegans konnten die Männchen während aller drei Beobachtungsperioden, das entspricht einem Zeitraum von 12 Monaten, am gleichen Ort beobachtet werden. Hier wurde überhaupt nur ein beringtes Weibchen in zwei aufeinanderfolgenden Beobachtungsperioden, die zwei Monate auseinanderlagen, am gleichen Ort wiederentdeckt. Die größere Reviertreue der Männchen zeigt auch ein direkter Vergleich der Wiederfundzahlen von Männchen und Weibchen am gleichen Ort (Abb. 15).
Bei L. e. elegans ist der Unterschied in den Wiederfundzahlen zwischen Männchen und Weibchen nicht signifikant. Die große Irrtumswahrscheinlichkeit dürfte auf den kleineren Stichprobenumfang zurückzuführen sein. Die Daten weisen jedenfalls in die gleiche Richtung, wie die von L. e. meridionalis.
Die Abb. 14.1 u. 14.2 deuten weiter darauf hin, daß die Anwesenheit der Weibchen im Beobachtungsgebiet bei L. e. meridionalis jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen ist. Weibchen werden fast ausschließlich in der Anpaarungs- und Brutperiode im Beobachtungsgebiet beringt und beobachtet. Auch dies drückt sich in einem Vergleich der Wiederfundzahlen bekannter Männchen und Weibchen aus (Abb. 16).
L. e. elegans wurde nur in der Anpaarungs- und Brutperiode beobachtet. Es waren also immer Weibchen im Beobachtungsgebiet, aber, wie bei L. e. meridionalis auch, von Brutperiode zu Brutperiode, beziehungsweise zur folgenden Anpaarungsperiode, immer andere. Die Männchen dagegen blieben dieselben (Abb. 17).
Der vollständige Wechsel in der Revierbesetzung der Weibchen von Jahr zu Jahr, der durch den Vergleich der Wiederfundzahlen deutlich wird, legt auch für L. e. elegans nahe, daß die Brutreviere im Beobachtungsgebiet während der Herbst- und Wintermonate nur von Männchen besetzt sind.
Die Daten aus den Abb. 14-17 lassen sich folgendermaßen zusammenfassen: die Reviertreue der Weibchen ist bei beiden Rassen viel geringer als die der Männchen. Die Mehrzahl der Weibchen verläßt das Beobachtungs- und somit das Brutgebiet während der Herbst- und Wintermonate; die zur folgenden Anpaarungs- und Brutperiode zurückkehrenden Weibchen sind nur ausnahmsweise mit den vorjährigen identisch.
Der Aufenthalt der Weibchen während der Herbst- und Wintermonate ist weitgehend unbekannt. Zwei Wiederfunde beringter Weibchen im Oktober 1981 lassen vermuten, daß sie keine großräumigen Wanderungen unternehmen. Die beiden Weibchen hielten sich in diesem Beobachtungsabschnitt wie die Männchen in Einzelrevieren auf. Das Revier des

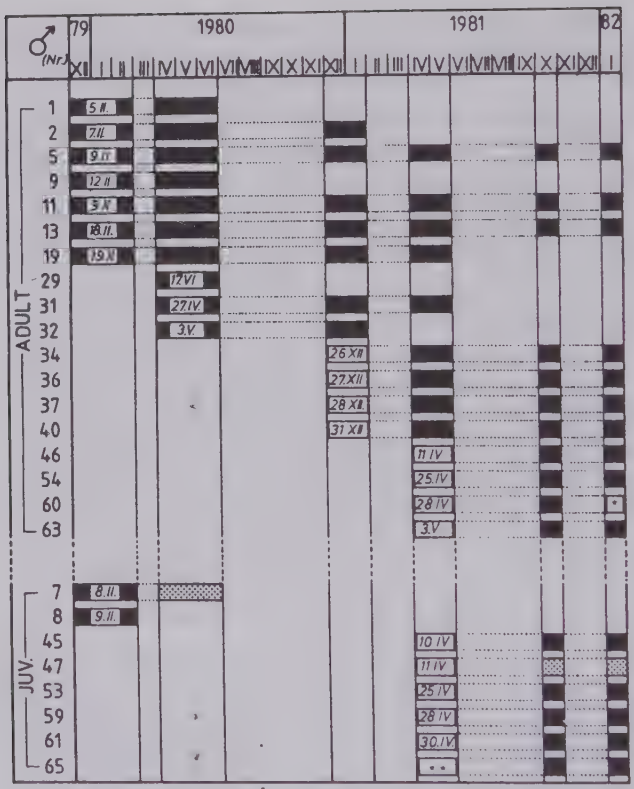


Abb. 14.1.: L.e. meridionalis (Männchen)

Abb.14.1.-14.4.: Beringungs- und Wiederfunddaten individueller Raubwürger
Die senkrechten Linien grenzen die Beobachtungszeiträume ein; die waagerechten Linien verbinden Beobachtungszeiträume, in denen ein individueller Raubwürger beobachtet werden konnte.
Für jedes Individuum wurde das Beringungsdatum angegeben. War der Ort der Wiederbeobachtung nicht mit dem der Letztbeobachtung identisch, wurde die Signatur in der Waagerechten gewechselt.
* Identifikation durch Verlust einzeler Ringe nicht eindeutig
** Nestjung beringt

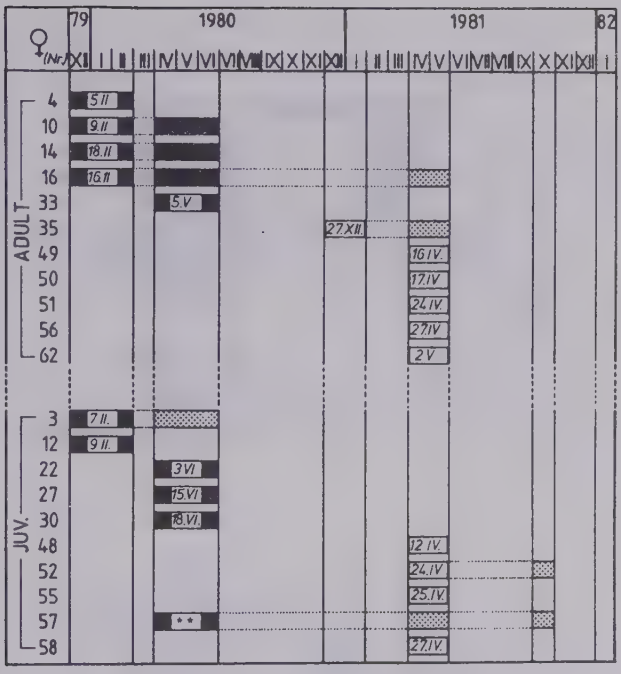


Abb. 14.2. : L.e. meridionalis (Weibchen)

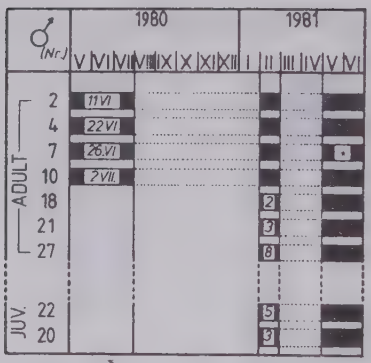


Abb. 14.3. : L.e. elegans (Männchen)

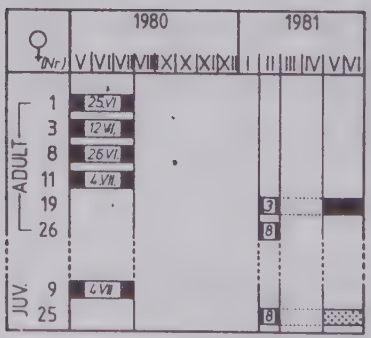
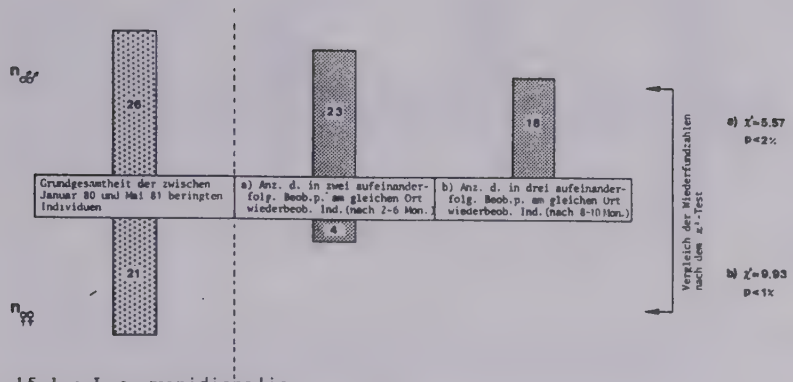
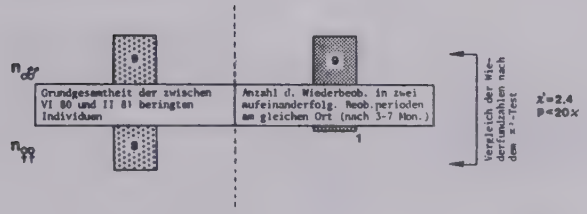


Abb. 14.4. : L.e. elegans (Weibchen)



15.1.: L.e. meridionalis



15.2.: L.e. elegans

Abb. 15.1.-15.2.: Vergleich der Wiederfundzahlen individueller Männchen und Weibchen nach räumlich-zeitlichen Gesichtspunkten. Obere Säulen Männchen; untere Säulen Weibchen.

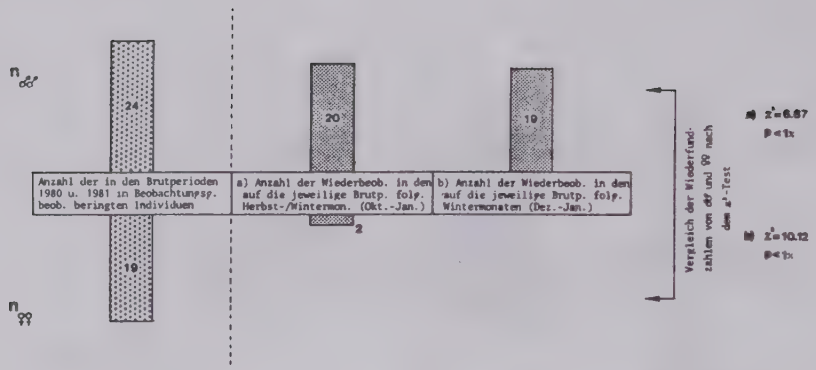


Abb. 16: L.e. meridionalis: Vergleich der Wiederfundzahlen beringter Männchen und Weibchen von der Brutperiode zur folgenden Nachbrutzeit. Obere Säulen Männchen;untere Säulen Weibchen.

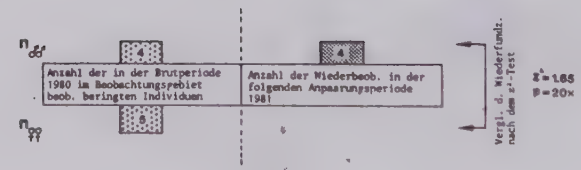


Abb. 17.1. L.e. elegans

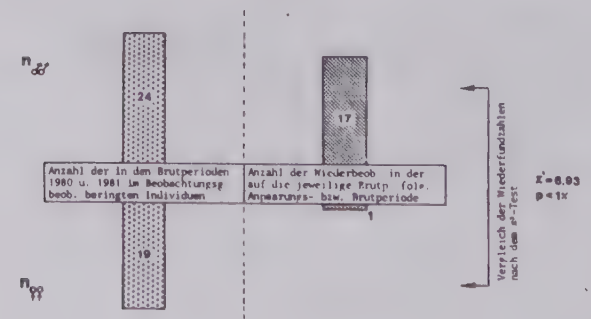


Abb. 17.2. L.e. meridionalis

Abb. 17.1.-17.2.: Vergleich der Wiederfundzahlen beringter Männchen und Weibchen von einer Brutperiode zur folgenden Brut- bzw. Anpaarungsperiode. Obere Säulen Männchen; untere Säulen Weibchen.

einen Weibchens war ein Teil des Brutreviers, das andere Weibchen wurde 1500 m Luftlinie vom Nestbusch entfernt wiederentdeckt (vgl. Abb. 21, Kapitel 4.1.2.).
Das Revierverhalten von Männchen und Weibchen unterscheidet sich auch hinsichtlich der Verteidigungsbereitschaft. Artgenossen wurden nach meinen Beobachtungen während der Anpaarungs- und Brutperiode nur vom Reviermännchen angegriffen und verjagt (47x beobachtet). Potentielle Nestfeinde wurden von Männchen und Weibchen attackiert (Weibchen n = 7; Männchen n = 12; ? = 15).
Bei den beiden im Oktober 1981 beobachteten Weibchen von L. e. meridionalis fiel mir gegenüber den Männchen kein Verhaltensunterschied auf. Die Reviere waren aber vergleichsweise klein und zudem zwei Monate später verlassen, was indirekt auf eine geringere Verteidigungsbereitschaft deuten könnte.
Das handaufgezogene Weibchen "gelb" von L. e. elegans schien während der Wintermonate gleichermaßen aggressiv gestimmt wie Männchen "rot". In direkten Auseinandersetzungen, die sich ergaben, wenn es einem Vogel gelang, die Absperrungen zu durchdringen, war sie aber bis Ende Dezember die Unterlegene.

4.1.2. Zur Größe und Lage der Reviere

4.1.2.1. L. e. meridionalis
Eine genaue Bestimmung der Reviergrenzen erfolgte im ersten Beobachtungszeitraum. In den folgenden Beobachtungsperioden überprüfte ich in Einzelfällen die Reviergrenzen, um Aufschluß über die Revierkonstanz zu gewinnen. Die ermittelten Grenzen übertrug ich auf Flurkarten 1 : 5000 und bestimmte die Flächen planimetrisch. Tab. 19 faßt alle Flächenwerte zusammen. Die mittlere Revierfläche für adulte Männchen beträgt 20,30 ha. Viel kleiner sind die mittleren Revierflächen junger Männchen (7,67 ha) und die beiden Herbstreviere der bekannten Weibchen (8,5 ha).
Tab. 3 vergleicht die Revierflächen von Herbst/Winter- und Brutrevieren bei individuellen Männchen. Die Unterschiede in den Flächenwerten sind nach dem Man-Whitney-U-Test nicht signifikant. Die Abb. 18-21 geben Aufschluß über die Lage der Reviere im Beobachtungsgebiet. Individuell bekannte Revierinhaber sind anhand ihrer Beringungsnummer gekennzeichnet, und ihr 'Schicksal' kann somit verfolgt werden.

4.1.2.2. L. e. elegans
Die schwerpunktmäßige Lage der Reviere bei L. e. elegans ist für das Beobachtungsgebiet Maknassy in den Abb. 22-24 dargestellt. Die Unübersichtlichkeit des Gebietes erlaubte es mir nicht, Reviergrenzen durchgehend zu verfolgen und einzuzeichnen. Deshalb sind Angaben über Revierflächen nur indirekt über die Dichte der Reviere zu ermitteln. Der in Abb. 24 aufgelegte Quadratkilometer umgrenzt sechs Brutreviere und drei Reviere von Einzelmännchen. Daraus würde sich eine mittlere Revierfläche von 12,5 ha ergeben. Ein im Naturschutzgebiet Bouhedma kontrolliertes Gebiet der gleichen Größe wurde von acht Brutpaaren bewohnt.

4.1.3. Änderungen im Revierverband
Bei L. e. meridionalis ist das männliche Reviernetz sehr konstant. Die

Tab. 2: L. e. merdionalis: Flächen von Einzelrevieren

♂♂ ad	15ha	17ha	18ha	19ha	20ha	21ha	21ha	21ha	22ha	29ha	$\bar{x}$ = 20.30 $\pm$ s = 3.74
♂♂ juv	5ha	7ha	11ha								$\bar{x}$ = 7.67 $\pm$ s = 3.06
♀♀ ad	6ha	11ha									$\bar{x}$ = 8.50 $\pm$ s = 3.54
$\bar{x}_{ges.}$ = 16.20 ha $\pm$ s = 6.88											

Tab. 3: L. e. meridionalis: Flächenvergleich der Herbst/Winter- und Brutreviere individueller Männchen

♂ (Nr.)	19	5	11	9	3	61	Vergleich der Revierflächen nach dem Man-Whitney U-Test
Herbst/Winter Revier	29ha	22ha	18ha	21ha	22ha	19ha	z = 0.721 p > 24.2 %
Brutrevier	29ha	24ha	18ha	21ha	22ha	25ha	

Abb. 18: L.e. meridionalis: Ungefähre Lage und Grenzen individueller Reviere im Beobachtungszeitraum 25.12.79-20.1.80

Legende (gilt für die Abbildungen 18-21):

Individuell bekannte Männchen (♂), Weibchen (♀) und Paare (♂♀) sind anhand der Beringungsnummer gekennzeichnet.

○ Individuen, bei denen eindeutige Geschlechtszuweisung nicht möglich war

–·–·– ungefährer Grenzverlauf eines Reviers

beobachtete Aufenthaltsorte eines bestimmten Raubwürgers, dessen genaue Reviergrenzen unbekannt waren

Neststandorte (fortlaufende Ziffern kennzeichnen aufeinanderfolgende Nistplätze eines Paares)

Abb. 19: L.e. meridionalis: Ungefähre Lage und Grenzen individueller Reviere in der Brutperiode 1980

*Individuen, die im folgenden Dezember wiederbeobachtet wurden; im Revier des zweifach farbberingten Männchens (29) hielt sich im Dezember bei immer unveränderten Grenzen ein unberingter Raubwürger auf, der ebenfalls gefangen und beringt wurde (rechts Alu/links weiß-orange). Im folgenden April verteidigte ein rechts aluberingter Raubwürger die Grenzen dieses Reviers; im Revier des zweifach farbberingten Männchns (7) befand sich in allen folgenden Beobachtungsperioden ein unberingter Vogel, der erst im Februar 1982 gefangen werden konnte.

Orientierungshilfe von Abb. 18 zu Abb. 19:
am gleichen Ort wiederbeobachtet: Männchen Nr. 1,2,5,9,11,13,19,31
nach Reviersprung wiederbeobachtet: Männchen Nr. 7

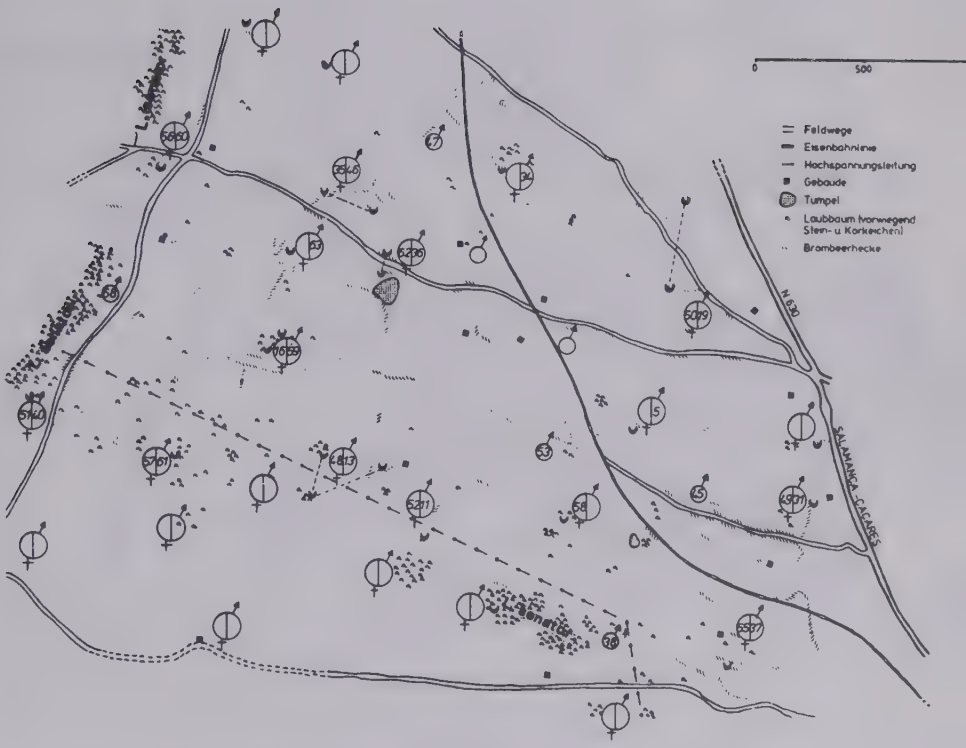


Abb. 20: L.e. meridionalis: Ungefähre Lage der Reviere in der Brutperiode 1981

Orientierungshilfe von Abb. 19 zu Abb. 20
am gleichen Ort wiederbeobachtet: Männchen Nr. 5,19,31
nach Reviersverschiebung wiederbeobachtet: Männchen Nr. 11,13
nach Reviersprung wiederbeobachtet: Weibchen Nr. 16

Abb. 21: L.e. meridionalis: Ungefähre Lage und Grenzen der Reviere im Oktober 1981

*Raubwürger, die im Januar 1982 wiederbeobachtet wurden
1) im Januar Revier besetzt von einfach aluberingtem Männchen
2) im Januar Revier besetzt von Männchen (54)

Orientierungshilfe von Abb. 20 zu Abb. 21:
am gleichen Ort wiederbeobachtet: Männchen Nr. 5,11,13,34,36,37,38,40,45,46,53, 59,60,61,63,68,
Weibchen Nr. 57
nach Reviersprung wiederbeobachtet: Männchen Nr. 47
Weibchen Nr. 52

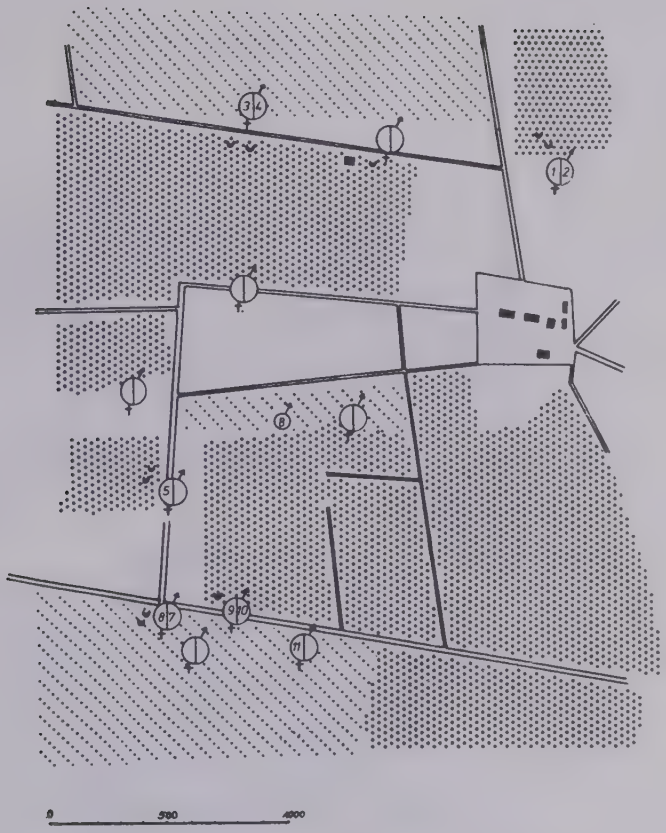


Abb. 22: L.e. elegans: Ungefähre Lage einzelner Reviere in der Brutsaison 1980

Legende (gilt für die Abbildungen 22-24):

■ Gebäude

Baumreihen, angepflanzt vor 1970

Baumreihen, angepflanzt nach 1970

Individuell bekannte Männchen (♂), Weibchen (♀) und Paare (♂♀) sind anhand der Beringungsnummer gekennzeichnet.

Neststandorte

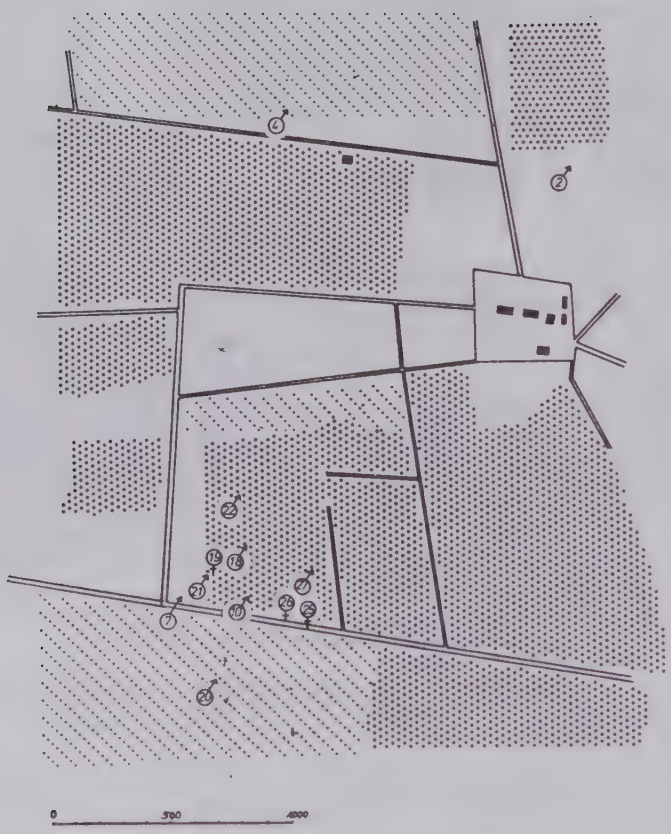


Abb. 23: L.e. elegans: Beobachtungsorte individueller Männchen und Weibchen im Februar 1981

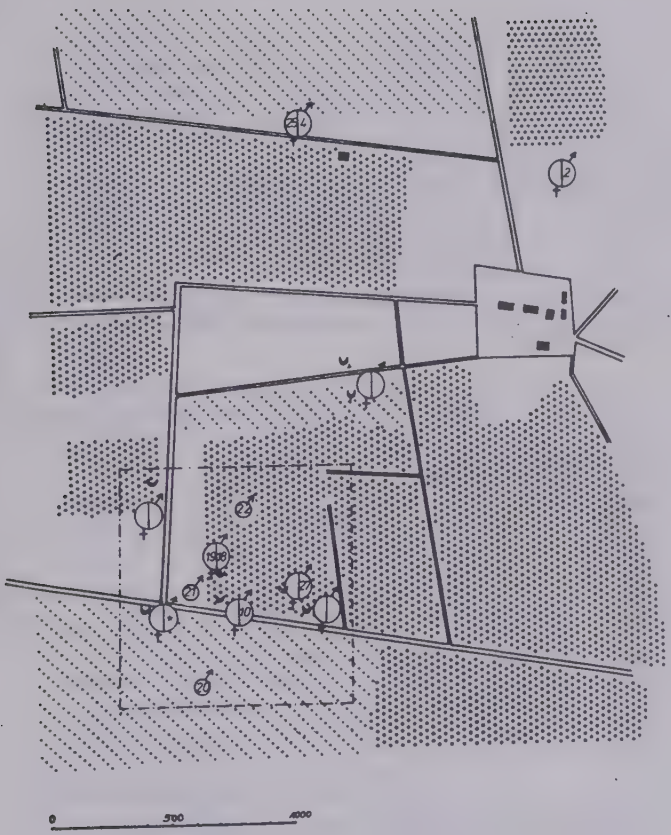


Abb. 24: L.e.elegans: Ungefähre Lage einzelner Reviere in der Brutperiode 1981. Zur Abschätzung der Reviердichte wurde der am genauesten kontrollierte Teil des Beobachtungsgebietes von einem km² eingegrenzt.
* genaue Identifkation nicht möglich; entweder alter Revierinhaber oder sein Sohn aus der Zweitbrut des Vorjahres.

Revierverteilung wird durch das Auftauchen der Weibchen zu Beginn der Brutperiode nicht berührt. In den abgebildeten Karten lassen sich folgende Veränderungen erkennen:

4.1.3.1. Revierneu- und Umbesetzungen
Sie werden entweder dadurch deutlich, daß ein bekannter Vogel verschwunden ist und sein Revier von einem unbekannten besetzt ist, oder dadurch, daß ein bekanntes Männchen außerhalb der Grenzen seines alten Reviers angetroffen wird. Für den letzten Fall möchte ich Revierverlagerungen und Reviersprünge trennen.
Bei den Revierverlagerungen haben altes und neues Revier gemeinsame Flächenteile (Abb. 25 und 26). Revierverlagerungen beobachtete ich dreimal bei adulten Männchen. Beim Reviersprung liegt mindestens ein Revier zwischen altem und neuem Gebiet. Letzeres beobachtete ich zweimal bei vorjährigen Männchen.
In den vier Fällen, in denen die Reviere bekannter adulter Männchen von unberingten Individuen besetzt waren, erwiesen sich die neuen Revierinhaber als vorjährige Männchen.

4.1.3.2. Reviervergrößerungen- und verkleinerungen und Reviereinschübe
Die drei Begriffe stehen in engem Zusammenhang miteinander. Wenn nicht ein etablierter Revierinhaber durch wahrscheinlichen Tod ausfällt, findet das eine nur auf Kosten des anderen statt. Revierverkleinerungen konnten gesichert nur zweimal beobachtet werden:
3/4 des Sommerreviers von Männchen links fußlos (er war unverpaart) waren im Oktober desselben Jahres von Weibchen (52) besetzt (Abb. 21).
Das Brutrevier 1981 von Männchen (61) und Weibchen (57) war im Oktober 1981 im Verhältnis 3 : 1 zugunsten des Männchens aufgeteilt (Abb. 20 und 21). Es hatte bei der nächsten Kontrolle im Januar 1982, nach dem Verschwinden des Weibchens, wieder seine ursprüngliche Größe.
Ein Teil des Brutreviers 1981 von Männchen (40) war im Oktober 1981 von Männchen (65), einem Sohn aus der ersten Brut desselben Jahres, besetzt. Da mir die genauen Grenzen des Brutgebietes nicht bekannt waren, konnte ich eine eventuelle Revierverlagerung beim adulten Männchen selbst nicht nachvollziehen. Deshalb kann ich nicht sagen, ob der Einschub des Reviers mit einer Verkleinerung des Brutreviers einherging.
Bei L. e. elegans konnte ich Revierverschiebungen nicht beobachten. Eine Revierneubesetzung im Beobachtungsgebiet Maknassy vom Februar 1981 zum Mai 1981 konnte nicht eindeutig interpretiert werden. Im Februar hatte ich im Revier 5 das im Vorjahr an dieser Stelle beringte Männchen (7) - rechts grün/gelb, links rot/gelb - angetroffen. Zwei Monate später brütete dort ein Männchen - rechts grün -, der alte Revierinhaber mit größtenteils verlorenen Ringen oder ein rechts grün beringter Sohn aus der Zweitbrut des Vorjahres.

4.1.4. Zur Aufenthaltsdauer der Männchen im grenznahen Bereich
Die geringe Größe der Revierfläche und die Reviердichte bringen es mit sich, daß benachbarte Revierinhaber in ständigem Sicht- und Hörkontakt zueinander stehen. Wie lange sie sich bei einer gleichmäßigen Nutzung der gesamten Revierfläche in einem beliebig breiten Grenzstreifen aufhalten müßten, würde bei konstanter Reviergröße neben der Breite des Grenzsaums, vor allem von der Form des Reviers abhängen. Die Aufenthaltsdauer im grenznahen Bereich hätte ihr Minimum in einem idealkreisförmigen Revier und würde exponentiell zunehmen, je schmäler

Abb. 25: L.e. meridionalis

Revierverlagerung von Männchen (11):

-.-.-.-.-. ungefähre Reviergrenze von Männchen (11) von Dez. 79-Febr. 80 und in der Brutperiode 1980

..... ungefähre Reviergrenzen von Männchen (1) von Dez. 79-Febr. 80 und in der Brutperiode 1980. Männchen (1) wurde nach der Brutperiode 1980 nicht mehr beobachtet

I Beobachtungsorte von Männchen (11) im Dez. 1980 und im Jan. 1981

II Beobachtungsorte von Männchen (11) in der Brutperiode 1981

Neststandorte von Männchen (11) 1980 und 1981

Abb. 26: L.e. meridionalis
Revierverlagerung von Männchen (13):

-.-.-.-.-. ungefähre Reviergrenzen von Männchen (13) von Dez.79-Febr.80
I Beobachtungsorte von Männchen (13) in der Brutperiode 1980
II Beobachtungsorte von Männchen (13) im Dez. 1980 und Jan. 1981
III Beobachtungsorte von Männchen (13) in der Brutperiode 1981
⌣ Neststandorte 1981

das Revier wird.
Bei meinen Beobachtungen am spanischen Raubwürger L. e. meridionalis hatte ich das Gefühl, daß Revierinhaber phasenweise so stark auf die Grenze hin orientiert sind, daß sich dies in einer überproportionalen Verweildauer im grenznahen Bereich niederschlagen müßte. Dies habe ich für drei Beoabachtungsabschnitte anhand der täglichen prozentualen Aufenthaltsdauer in einem willkürlich festgelegten 30m breiten Grenzstreifen zu überprüfen versucht (Tab. 3). Als Vergleichswert mit den empirischen Daten benützte ich einen Erwartungswert von 28%. Der Berechnung dieses Wertes liegt ein hypothetisch rechteckiges Revier (Verhältnis der Seitenlängen 2 : 1) mit einer Fläche von 17,3 ha (das entspricht der mittleren Reviergröße von adulten und vorjährigen Männchen) zugrunde. Die Revierform entspricht als Modell am ehesten den im Freiland vorgefundenen Verhältnissen (vgl. Abb. 18).
Die Verweildauer im grenznahen Bereich ist nach diesen Berechnungen Ende Dezember bis Mitte Januar, also in der Zeit vor der Anpaarungsphase, signifikant höher als erwartet.
Insgesamt ergibt sich aus der Zusammenfassung aller drei Beobachtungsabschnitte eine mittlere prozentuale Aufenthaltsdauer im 30m grenznahen Bereich von 34,56% (+ s = 16,16%). Starke Abweichungen von diesem Wert können witterungsbedingt sein, oder die Anwesenheit eines Weibchens signalisieren (Abb. 27).
Die Aufenthaltshäufigkeit im grenznahen Bereich zeigt ebenfalls tageszeitliche Schwankungen mit Maxima in den Morgen- und Abendstunden (Abb. 28).

4.1.5. Verhaltensweisen im grenznahen Bereich

4.1.5.1. Grenzsitzen und grenzparalleles Jagen
(Gesamtzahl der Beobachtungen n = 701
L. e. meridionalis: zwischen Männchen n = 257
zwischen Männchen und Weibchen (Okt. 81) n = 57
L. e. elegans: zwischen Männchen n = 83)
Die Reviernachbarn sitzen in unmittelbarer Nähe voneinander. Bestimmte Positionen in Grenznähe, wie z. B. auf kleinen oder größeren Steinen, Erdhaufen, Büschen, Mauern und Leitungen werden immer wieder aufgesucht, und können dem einen oder anderen Individuum zugeordnet werden. Die Reviernachbarn sitzen schlank aufrecht in angespannter Haltung oder mit lockerem Gefieder in ± 45 Grad zum Ansitz. Die Haltungsunterschiede spiegeln die einleitende Situation wieder: nähern sich die Reviernachbarn von beiden Seiten gleichzeitig der Grenze, wirken sie gelassen; angespannt ist die Haltung, wenn ein Vogel im Schußflug eine Grenzposition anfliegt und dabei direkt neben seinem Nachbarn landet. Von solchen Grenzpositionen aus werden häufig Beutestöße gemacht und danach benachbarte Stellen angeflogen. Zeigen zwei Reviernachbarn fortgesetzt dieses Verhalten, können sich bis zu 20minütige 'grenzparallele Jagden' entwickeln. Die Reviernachbarn erwecken dabei den Eindruck eines friedlich nebeneinander jagenden Paares. Tatsächlich zeichnen diese parallelen Stellungswechsel aber sehr genau den Grenzverlauf nach (Abb. 29).

Tab. 4.1, 4.2. und 4.3.: L. e. meridionalis: Aufenthaltsdauer im grenznahen Bereich während dreier Beobachtungsabschnitte

a) empirische Werte

b) erwartete mittlere Aufenthaltsdauer im grenznahen Bereich unter H_0, daß die Aufenthaltswahrscheinlichkeit gleichmäßig über das ganze Revier verteilt ist. Sie ist mit 28% veranschlagt, daß entspricht dem Flächenanteil eines 30m breiten Randstreifens an einem Revier mit einer Fläche von 17,4ha und einem rechteckigen Umriß (vgl. Text).

c) Vergleich der empirischen Werte mit den erwarteten Werten

Tab. 4.1: Zeitraum vor der Anpaarungsperiode.

Datum	27. XII	29. XII	30. XII	31. XII	5. I	6. I	7. I	8. I	18. I	19. I	20. I
a) reale tägliche Beobachtungszeit (min)	261	194	69	127	457	278	258	330	116	296	419
reale Beobachtungszeit im grenznahen Bereich (min)	106	78	15	98	243	138	73	113	60	37	129
prozentuale tägliche Aufenthaltsdauer im grenznahen Bereich	40.61	40.21	21.75	77.17	53.17	49.64	28.29	34.24	51.72	12.50	30.79
b) erwartete prozentuale Aufenthaltsdauer im grenznahen Bereich unter H_0	28 %										
c) empirische prozent. Aufenthaltsdauer / erwartete prozent. Aufenthaltsdauer	1.45	1.44	0.78	2.76	1.90	1.77	1.01	1.22	1.85	0.45	1.10

$\bar{x}_{erw.} = 1$ $\bar{x}_{emp.} = 1.43$ $s = 0.63$ $s_{\bar{x}} = 0.19$ $C_{95\%} = \pm 0.37$ $C_{99\%} = \pm 0.49$

Tab. 4.2: Anpaarungsperiode

Datum	21. I	22. I	23. I	25. I	27. I	28. I	29. I	30. I	31. I	1. II	3. II	5. II	6. II	7. II	8. II	10. II	11. II	12. II
a) reale tägliche Beobachtungszeit (min)	322	402	385	221	265	539	215	487	280	365	251	326	81	356	234	172	77	90
reale Beobachtungszeit im grenznahen Bereich (min)	130	53	140	72	36	205	100	257	97	111	78	71	34	164	77	6	12	22
prozentuale tagliche Aufenthaltsdauer im grenznahen Bereich	40.37	13.18	36.36	32.58	13.58	38.03	46.51	52.77	34.64	30.41	31.08	21.78	41.98	46.07	32.91	3.49	15.58	24.44
b) erwartete prozentuale Aufenthaltsdauer im grenznahen Bereich unter H_o	28 %																	
c) empirische prozent. Aufenthaltsdauer / erwartete prozent. Aufenthaltsdauer	1.44	0.47	1.30	1.16	0.49	1.36	1.66	1.88	1.24	1.09	1.11	0.78	1.50	1.65	1.18	0.12	0.56	0.87

$\bar{x}_{erw.} = 1$ $\quad \bar{x}_{emp.} = 1.10$ $\quad \pm s = 0.47$ $\quad s_{\bar{x}} = 0.11$ $\quad C_{95\%} = \pm 0.22$

Tab. 4.3.: Zeit nach der Brutperiode

Datum	2. X	4. X	11. X	13. X	14. X	16. X	17. X	18. X	20. X	23. X	24. X	26. X	27. X
a) reale tägliche Beobachtungszeit (min)	164	151	135	69	92	317	234	161	80	376	239	227	212
reale Beobachtungszeit im grenznahen Bereich (min)	52	34	25	40	52	35	37	35	57	141	96	63	91
prozentuale tägliche Aufenthaltsdauer im grenznahen Bereich	31.71	22.52	18.52	57.97	56.52	11.04	15.81	21.74	71.25	37.50	40.17	27.75	42.92
b) erwartete prozentuale Aufenthaltsdauer im grenznahen Bereich unter H_o	28 %												
c) empirische prozent. Aufenthaltsdauer / erwartete prozent. Aufenthaltsdauer	1.13	0.80	0.66	2.05	2.02	0.39	0.56	0.78	2.54	1.34	1.43	0.99	1.53

$\bar{x}_{erw.} = 1$ $\quad \bar{x}_{emp.} = 1.25$ $\quad \pm s = 0.65$ $\quad s_{\bar{x}} = 0.18$ $\quad C_{95\%} = \pm 0.35$

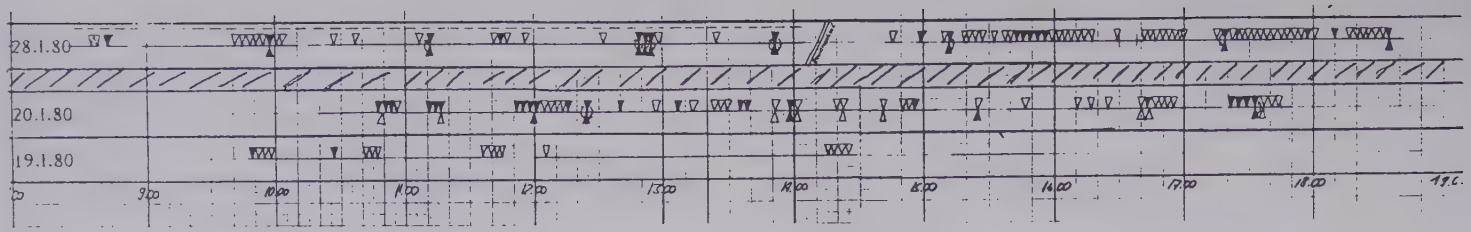


Abb. 27: L.e. meridionalis: Aufenthaltsdauer individueller Raubwürger im grenznahen Bereich; Beobachtungsbeispiele
Für jeden Tag sind in der oberen Zeile die Verhältnisse im Hauptbeobachtungsrevier dargestellt, in der unteren Zeile Kontakte zu Reviernachbarn.

——— Raubwürger unter Kontrolle

Aufenthalt im grenznahen Bereich (30 m Grenzstreifen)

Grenzposition

streitbare Auseinandersetzungen

----- Weibchen im Revier beobachtet

19.1.: böig starke Westwinde, heftiger Dauerregen; der beobachtete Raubwürger hielt sich bei kleinstem Aktionsradius im Wind- und Regenschatten auf.

20.1.: Besserung der Wetterlage, mäßiger Westwind, kein Regen

28.1.: 8.20-14.00: Beobachtungen in einem Revier, in dem sich ein Weibchen aufhält; ab 14.30: Beobachtungen am unverpaarten Reviernachbarn.

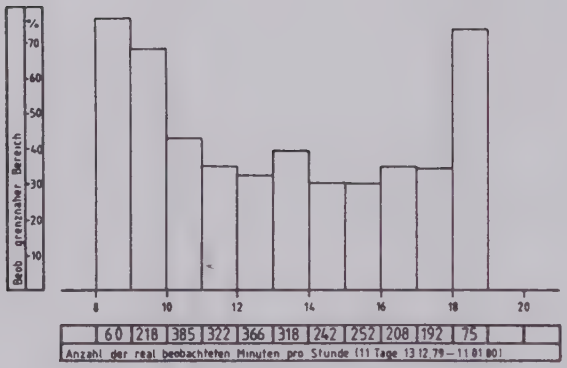


Abb. 28.1.: Zeit vor der Anpaarungsphase

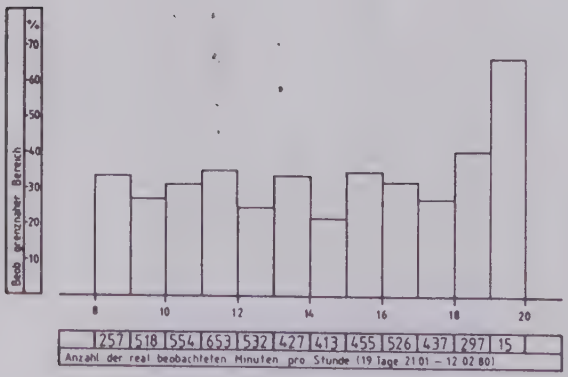


Abb.28.2.: Anpaarungsphase

Abb.28.1.-28.4.: Tagesgang der prozentualen Aufenthaltsdauer im grenznahen Bereich.
28.1.-28.3. absolute Werte dreier Beobachtungsabschnitte.

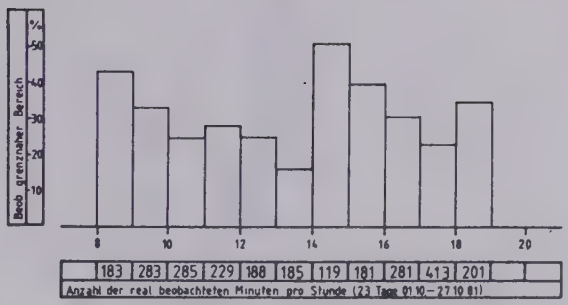


Abb. 28.3.: Zeit nach der Brutperiode

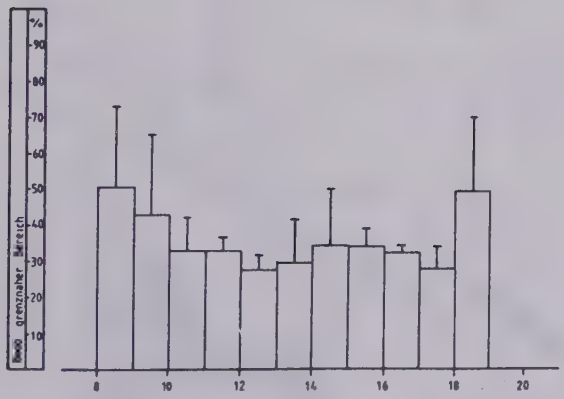


Abb. 28.4.: mittlere Werte aus der Zusammenfassung der drei Beobachtungsabschnitte

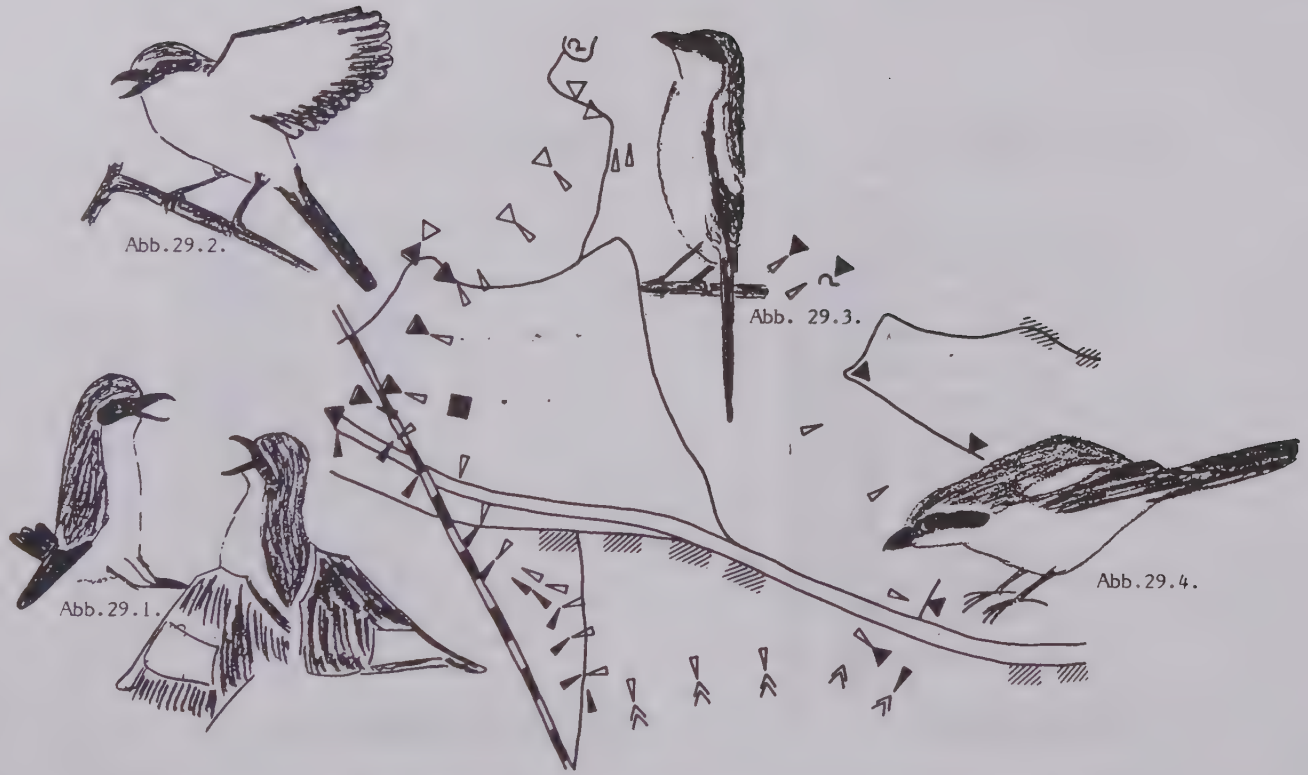


Abb.29.1.-29.4.: Grenzverlauf von Männchen (1) und im Grenzgebiet beobachtete Verhaltensweisen
Die Pfeile kennzeichnen Positionen, die von Männchen (1) ▻ und seinen Reviernachbarn ◀
▷ ≫ ◅ beim Grenzsitzen oder bei grenzparallelen Jagden wiederholt angeflogen wurden.

29.1.: Kampf
29.2.: Bettelkreischen
29.3.: schlank aufrechtes Sitzen nach einer Begegnung mit einem Reviernachbarn (Aufrechtdrohen)
29.4.: Vorwärtsdrohen

4.1.5.2. Streitbare Auseinandersetzungen
(Gesamtzahl der Beobachtungen n = 213;
L. e. meridionalis: zwischen Männchen n = 92; zwischen Männchen und Weibchen (Okt.81) n = 6
L. e. elegans: zwischen Männchen n = 12
Angriffe und Verfolgungsjagden waren, wo sie direkt beobachtet werden konnten, die Folge von Grenzübertretungen. Bemerkt ein Revierinhaber die Anwesenheit eines Nachbarn (in allen Situationen, wo die beteiligten Individuen erkannt werden konnten, handelte es sich um Reviernachbarn) innerhalb seiner Reviergrenzen, so reagiert er mit schnellem gradlinigen Flug auf den Eindringling zu. Die Flucht des Angegriffenen kann sich umkehren und es ergeben sich wechselseitige Verfolgungsjagden. Die charakteristische Lautäußerung aller beteiligter Individuen ist dabei ein lautes schriik (L. e. meridionalis) oder krii (L. e. elegans). Viermal hörte ich Schnabelknacken eines Angreifers beim Anflug auf einen Reviernachbarn.
Nach einer Auseinandersetzung sah ich siebenmal Individuen schlank aufrecht nebeneinandersitzen (Abb. 29). Sie schauten gerade nach vorn oder in entgegengesetzten Richtungen. Zwölfmal beobachtete ich Szenen, in denen die flach geduckten Vögel mit hochgestelltem und weit gefächertem Schwanz am Boden herumhüpften. Dreimal sah ich nach einem Angriff Individuen ineinander verkrallt am Boden liegen(Abb. 29).
Verletzungen konnte ich im Freiland nicht beobachten. Der im Frühjahr 1981 von Weibchen "gelb" und Männchen "rot" in der Voliere zu Tübingen großgezogene Jungvogel wurde im November 1981 so schwer von Männchen "rot" am Bein verletzt, daß er getötet werden mußte. Männchen "rot" war durch einen 80cm langen Tunnel in der Deckenverkleidung in die angrenzende Voliere des Jungvogels gelangt.

4.1.5.3. Lautäußerungen
Rufe und Gesang wurden bevorzugt in Grenzpositionen vorgetragen, und zwar meistens von mehreren Revierinhabern gleichzeitig. Bei L. e. meridionalis geht dies deutlich aus dem Verhältnis von 101 protokollierten Gesangseinheiten im grenznahen Bereich zu 45 im grenzfernen Bereich hervor (Tab. 5).
Die Gesangsaktivität zeigt bei dieser Rasse, wie die prozentuale Aufenthaltsdauer im grenznahen Bereich, einen Tagesgang mit morgentlichen und abendlichen Maxima (Abb. 3o).
Eine auffallende Lautäußerung, die ich bei L. e. meridionalis von acht Individuen im Grenzbereich hörte, ist ein schrilles Kreischen, daß an die Bettelrufe der Jungvögel erinnert (=Bettelkreischen). Es wird begleitet von Flügelzittern oder -schlagen. Der rufende Vogel kann offen dasitzen (Abb. 29) oder sich mit weit gefächertem Schwanz in Nischen und Ecken ducken und seitwärts picken . Am 20. Dezember 80 sah ich diese Verhaltensweise zwischen zwei Männchen, von denen zu diesem Zeitpunkt eines bekannt war. Der Vogel im Nachbarrevier wurde zwei Tage später beringt. Die anderen Beobachtungen (dieser Verhaltensweise) fallen in die Anpaarungs- und Brutperiode. Einmal war ein kreischender Vogel wohl ein unberingtes Weibchen, da er sich unbehelligt im Revier eines bekannten Männchens aufhielt. In dieser Situation kreischte ebenfalls ein beringtes Nachbarmännchen. In allen anderen Fällen waren die verschiedenen Individuen Männchen.
Meine drei handaufgezogenen Raubwürger zeigten immer dann ausgeprägtes Kreischen, wenn ich sie in wechselnden Konstellationen zusammensetzte.

Tab. 5: L. e. meridionalis: räumliche Verteilung der protokollierten Gesangsperioden
(* erwartet unter H_0, daß die räumliche Verteilung der Gesangsperioden durch die tägliche prozentuale Aufenthaltsdauer im grenznahen Bereich bestimmt wird; diese beträgt 34,56% (vgl. Text 4.1.3.). Die empirischen Daten unterscheiden sich signifikant von den erwarteten).

Gesamtzahl d. protok. Gesangsperioden	146	
vorgetragen im grenznahen Bereich	101	
erwartet im grenznahen Bereich *	51	$\chi^2 = 32.95$ $p < 0.1\ \%$
vorgetragen im grenzfernen Bereich	45	
erwartet im grenzfernen Bereich *	95	

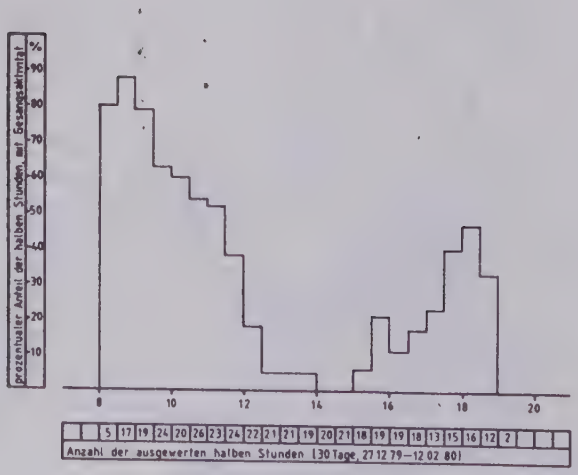


Abb. 30: L.e. meridionalis: Tageszeitliche Verteilung der Gesangsaktivität im halbstündlichen Rhythmus.

4.1.6. Zwischenstand

Beide untersuchten Raubwürgerrassen besitzen ausgeprägtes Territorialverhalten. Das beinhaltet nach den Definitionen von Noble (1939), Brown (1964) und Tinbergen (1957), daß individuelle Vögel ein eigenes Gebiet kontrollieren und durch spezielle Verhaltensweisen - in diesem Fall die unter 4.1.5. beschriebenen - Artgenossen von dessen Nutzung ausschließen. Bei L. e. elegans und L. e. meridionalis umschließt das verteidigte Gebiet fast den gesamten Aktionsraum eines individuellen Vogels. Es ist im männlichen Geschlecht in der Regel ganzjährig dasselbe, die Weibchen dagegen wechseln von verteidigten Herbst/Winterrevieren in von Männchen verteidigte Brutreviere. Die Verteidigung eines den gesamten Aktionsraum umschließenden Reviers - vor allem auch bei den Weibchen während der Herbst- und Wintermonate - spricht dafür, daß eine Funktion der Territorialität die Sicherung des Nahrungsbedarfes ist. Das unterstreicht auch ein Vergleich aller bekannter Einzelreviergrößen von Lanius excubitor über das gesamte Verbreitungsgebiet der Art (Blume 1957; Boyd 1957; Lefranc 1977; Mester 1965; Ochs 1895; Schön 1978; Steinfatt 1941; Ullrich 1971). Die Revierflächen nehmen von Süden nach Norden zu; die Extreme schwanken, was die Brutreviere anbelangt, von 10 ha bei L. e. pallidirostris (Panow 1983) bis zu 128 ha bei L. e. invictus (Cade 1967). Bei der letzten Rasse verursachen periodische Einbrüche in der Nahrungsgrundlage regelmäßige Maxima in der Zugaktivität (Davis 1937 und 1960). Die Sicherung des Nahrungsbedarfes als wichtige Funktion des Territorialverhaltens wurde auch für Lanius collurio beschrieben (Durango 1956). Bei beiden Arten ist die Nahrung - solange vorhanden - relativ stabil und vor allem gleichmäßig verteilt. Dies ist kennzeichnend für viele Arten mit großen Revieren, wohingegen Arten, deren Nahrungsvorkommen zwar lokal gehäuft, aber ungleichmäßig und unvorhersagbar ist, kleine Territorien verteidigen, die oft nur die direkte Nestumgebung oder - außerhalb der Brutperiode - den Individualabstand umfassen (Crook 1964; Hinde 1956; Kalela 1959; Lack 1968; Newton 1967 und 1972).

Als gleichermaßen wichtige Funktion des Revierverhaltens wird für Männchen die Sicherung eines Brutreviers hervorgehoben (Howard 1920; Nice 1941 und 1943). Sie soll bei vielen Arten Ausdruck ihres Konkurrenzverhaltens um Weibchen sein, die nur in begrenzter Anzahl vorhanden sind (Darwin 1871). Das dem theoretischen Modell von Fisher (Fisher 1930) nach evolutionär stabile Geschlechtsverhältnis liegt bei 1 : 1. Ein Ungleichgewicht zwischen Männchen und Weibchen könnte bei Arten mit großen Brutrevieren zum Beispiel dadurch hervorgerufen werden, daß zwei oder mehr Weibchen sich mit demselben Männchen verpaaren. Das ist beispielsweise für einige Zaunkönigarten bekannt (Troglodytes troglodytes, Troglodytes aedon), außerdem für Trauer- und Halsbandschnäpper (Ficedula hypoleuca und Ficedula albicollis) und für Remiz pendulinus, die Beutelmeise (Armstrong 1955; Burckhardt 1948; v. Haartmann 1955; Kendeigh 1941; Löhrl 1949). Bei diesen Arten ist ein Konkurrenzverhalten der Männchen unmittelbar einsichtig. Anders bei streng monogamen Arten. Hier wäre bei zahlenmäßigem Gleichgewicht zwischen Männchen und Weibchen zu erwarten, daß ihr Interesse am Brutrevier durchaus identisch ist (Orians 1969).

Wenn nun bei L. e. elegans und L. e. meridionalis die Männchen ganzjährig die Brutreviere verteidigen - im Winter auch gegen Weibchen - wirft sich die Frage auf, wie dieses Verhalten zu verstehen ist. Gibt es Gründe anzunehmen, daß ein Ungleichgewicht zwischen

Männchen und Weibchen besteht, das Ursache eines ausgeprägten Konkurrenzverhaltens der Männchen sein könnte? Oder bleiben die Männchen deshalb ganzjährig im Brutrevier, weil es ihnen ihre aggressivere Prädisposition erlaubt? Die beiden Möglichkeiten schätzen das Verlassen des Brutgebietes und das Bleiben in demselben genau gegensätzlich ein. Im Falle eines echten Konkurrenzverhaltens müßten die herbst-winterlichen Kosten und Risiken im Brutrevier höher anzusetzen sein als die in den Ausweichrevieren der Weibchen. Dies könnte durch einen vergleichsweise höheren Verteidigungspegel bedingt sein, der durch einen Druck auf die Brutreviere entsteht. Das männliche Reviernetz ist ganzjährig dicht und die zeitweise überproportionale Anwesenheit im grenznahen Bereich zeigt, daß die Aufrechterhaltung der Reviergrenzen Zeit und Energie erfordert. Freiwerdende Reviere werden prompt von männlichen Nachrückern belegt, was gleichermaßen für einen Mangel an Revieren spricht. Solange aber nichts Genaueres über das Verhalten der Weibchen im Herbst-Winter-Revier bekannt ist, ist von dieser Seite her keine Lösung zu erwarten.
Das angeschnittene Problem gewinnt dadurch an Interesse, daß bei einer anderen untersuchten Rasse dem mitteleuropäischen Raubwürger L. e. excubitor, der zur nördlichen Rassengruppe gehört, die Verhältnisse umgekehrt sein könnten. Der Verbleib im, oder die Rückkehr ins Brutrevier konnte nur beim Weibchen nachgewiesen (1x) oder nahegelegt werden (Dorka und Ullrich 1975; Ochs 1895; Schön 1978). Die Brutreviere (und auch die Winterreviere) liegen bei dieser Rasse weiter auseinander und können bis zu dreimal größer sein als did von L. e. meridionalis. Sie werden von Männchen und Weibchen verteidigt (Ullrich 1971; Schön 1978). Ebenfalls zur nördlichen Rassengruppe gehört L. e. sibiricus, von dem bekannt ist, daß die Weibchen weniger weit ziehen als die Männchen. Dieses Verhalten stellt eine Umkehrung der normalerweise für Singvögel bekannten Verhältnisse dar (Kalela 1958).
Bei einer fünften Raubwürgerrasse, L. e. pallidirostris, die zur südlichen Rassengruppe gehört, zeigen die nördlichen Populationen und 70% der südlichen Populationen das ausgeprägteste Zugverhalten aller Raubwürgerrassen überhaupt. Die Rassen der nördlichen Rassengruppe sind eher als Strichvögel zu bezeichnen und können witterungsbedingt auch ganzjährig im Brutrevier verbleiben (Cade 1967; Dementiev 1954; Huktala. et al 1977; Leivo 1942; Miller 1931; Vaurie 1955). Bei L. e. pallidirostris kehren die Männchen im Mittel vor den Weibchen zurück und belegen vorläufige Reviere. Die später hinzukommenden Weibchen verteidigen die endgültigen Reviere gemeinsam mit den Männchen auch gegen Artgenossen (Panow 1983). Genaueres zu den Verhältnissen bei anderen Raubwürgerrassen ist mir aus der Literatur nicht bekannt.
Alle Situationen im Grenzbereich, bei denen die beteiligten Individuen bekannt waren, spielten sich zwischen Reviernachbarn ab. Sie traten in allen Beobachtungsperioden auf. Die meisten der beobachteten Verhaltensweisen könnte man unter den Oberbegriff 'Sicherung der Grenzen durch bloßes Bekunden der Anwesenheit' zusammenfassen. Damit meine ich das Grenzsitzen, das grenzparallele Jagen und den Gesang. Ebenfalls zur Tagesordnung gehörten aber auch Grenzübertretungen und Verfolgungsjagden, die zeigten, daß der "Status quo" der Grenzlinien ständiger kämpferischer Bestätigung bedurfte. Die Verhaltensweisen lassen sich zwangslos in dem von Peek (1972) schematisierten dreiteiligen Verteidigungssystem der Singvögel einordnen: Gesang als

Warnsignal über größere Entfernung, mehr oder weniger ritualisierte Verhaltensweisen in unmittelbarer Nähe des Rivalen und Angriff und Kampf bei Grenzüberschreitungen. Die Verfolgungsjagden hoben sich bei L. e. meridionalis und L. e. elegans meist in wechselseitigen Droh- und Beschwichtigungsgebärden auf, wie sie auch für L. e. excubitor und L. e. pallidirostris beschrieben wurden (Panow 1983; Schön 1978). Bei L. e. excubitor sind Kontakte zwischen Artgenossen viel seltener und beinhalten, soweit es sich um Revierauseinandersetzungen handelt, Drohflüge, direkte Angriffe und erbitterte Kämpfe (Bäsecke 1956; Thielcke 1957). Zur gemeinsamen Verteidigung des Brutreviers können Männchen und Weibchen unter 'gihrr'-Rufen einen Eindringling anfliegen (Schön 1978).
Bei L. e. pallidirostris liegen die Winterreviere der Standvogelpopulation weit auseinander und Kontakte finden nicht statt. Bei der Belegung der Brutreviere dagegen ergibt sich - ebenfalls im Süden des Verbreitungsgebietes - eine durchschnittliche Anzahl von 0,8-1,2 Revierstreitigkeiten pro Paar pro Stunde. Weibchen waren zu 15% an Auseinandersetzungen beteiligt (Panow und Ivanickij 1979 in Panow 1983).
Über den funktionellen Zusammenhang der als 'Bettelkreischen' beschriebenen Verhaltensweise bestehen Unklarheiten. Ein schrilles Kreischen, bei dem die Körper der rufenden und dabei voneinander wegsehenden Vögel einen Winkel von 60-90 Grad einschließen, wurde bei Lanius ludovicianus als Ausdruck äußerster Aggressivität beschrieben. Das Verhalten tritt dann auf, wenn unbekannte Vögel aufeinandertreffen und geht häufig Kämpfen voraus (Smith 1975).
Die Beobachtungen an den handaufgezogenen Individuen von L. e. elegans und die Dezemberbeobachtungen an L. e. meridionalis legen eine ähnliche Interpretation nahe. Bei L. e. excubitor und L. e. pallidirostris dagegen wurde ein 'offenes Betteln' als häufige Verhaltensweise der frühen Anpaarung beschrieben (Panow 1983; Schön 1978; Ullrich 1971). Beide Situationen gleichen sich insofern, als sich auch hier einander fremde Individuen begegnen. Bei L. e. pallidirostris wurde Betteln und Flügelschlagen von adulten Vögeln auch bei Störungen am Nest gezeigt. Panow (1983) schreibt dieses Verhalten deshalb insgesamt stark emotional motivierten Situationen zu.

4.2. Daten zum Paarbildungsverhalten

4.2.1. Beginn und Dauer der Anpaarungsphase

Die Ausgangssituation für die Paarbildung ergibt sich aus der Struktur der winterlichen Revierverteilung: die Weibchen müssen in die Brutreviere, daß heißt in die Reviere der Männchen zurückkommen.
Im spanischen Beobachtungsgebiet fiel die Ankunft der ersten Weibchen 1980 und 1982 in die zweite und dritte Januardekade. 1982 habe ich bis zum 10. Januar beobachtet und keine Paarfütterungen oder andere, partnerbezogene Verhaltensweisen gesehen.
Bei meiner Ankunft im tunesischen Beobachtungsgebiet am 25. Januar 1981 waren in einigen Revieren bereits angepaarte Raubwürger. Daten aus anderen Jahren liegen hier nicht vor.
Besonderheiten in den Fangdaten legen für L. e. meridionalis nahe, daß eine Reihe von Weibchen sich schon früher im Beobachtungsgebiet aufhielt, ohne daß verhaltensmäßige Besonderheiten auftraten. In die letzte Dezember- und in die erste Januardekade fallen fünf der sieben 'Gelegenheitsfänge' (Abb. 31). Als solche bezeichne ich Fänge von

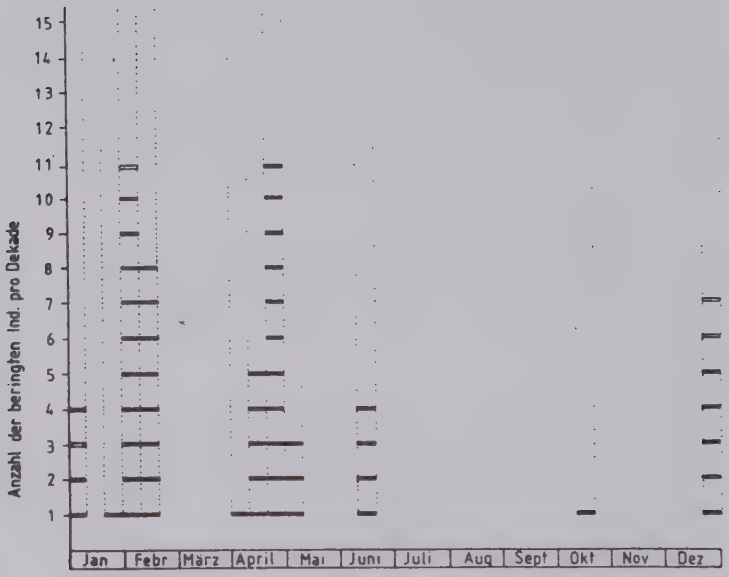


Abb. 31: L.e. meridionalis: Jahreszeitliche Verteilung der Fangdaten in Dekaden.
— Fänge von Individuen, die mindestens eine Woche lang in der Umgebung des Fangortes beobachtet werden konnten
= Gelegenheitsfänge (Erklärung im Text)

Individuen, die nach dem Fang zunächst auch in weiterer Umgebung vom Fangort nicht wiederbeobachtet werden konnten. In einem Fall konnte einer dieser Vögel in der folgenden Brutperiode eindeutig als Weibchen identifiziert werden. Alle in diese Sparte fallenden Individuen waren adulte Vögel.
Die Anpaarungsphase dauert ungefähr einen Monat, wenn man als Eckdaten einerseits die ersten beobachteten Paarfütterungen nimmt und auf der anderen Seite den Nestbaubeginn als deutliches Zeichen fester Bindung. Der Nestbaubeginn wurde nie direkt beobachtet, sondern anhand der beobachteten brutbiologischen Daten zurückgerechnet (Kapitel 4.4.1., Abb. 37).

4.2.2. Revierwechselverhalten der Weibchen
Die Weibchen von L. e. meridionalis kommen nach und nach im Beobachtungsgebiet an. Sie können während einer Anpaarungsphase verschiedene Reviere aufsuchen (Abb. 32). Der Wechsel von einem Revier zu einem anderen kann endgültig sein, oder nur vorübergehenden Charakter haben. Letzteres zeigte Weibchen (10), die ich an einem Tag in drei Nachbarrevieren beobachtete, wo sie jeweils vom Revierinhaber gefüttert wurde. Revierwechsel von Weibchen beobachtete ich bei L. e. meridionalis zusätzlich zweimal in der Anpaarungsphase 1982.
Im tunesischen Beobachtungsgebiet scheinen sich die Weibchen ähnlich zu verhalten. Von drei beringten Weibchen der Anpaarungsphase 1981 brütete eines im Revier, in dem es auch gefangen worden war. Ein anderes brütete 1km vom Fangort entfernt und das dritte konnte ich nicht wiederentdecken (vgl. auch Abb. 23 und 24).

4.2.3. Verhaltensbesonderheiten in der Anpaarungsphase

4.2.3.1. L. e. meridionalis (Freilandbeobachtungen)

4.2.3.1.1. Demonstrationsflüge
Bei Männchen beobachtete ich Flüge von Halbkreisen, Kreisen oder Achten über der Revierfläche (n = 14). Die Flüge waren von Rufen begleitet. Sie fielen tageszeitlich in die morgentliche Phase maximaler Gesangsaktivität.
Bei Männchen (n = 5) und Weibchen (n = 3) beobachtete ich wellenförmige "Spechtflüge". Sie wurden jeweils vor einem Vogel des anderen Geschlechts vorgetragen. Ein einheitlicher Funktionszusammenhang war nicht zu erkennen.

4.2.3.1.2. Rufe in schlank aufrechter Haltung, Wegsehen, Verbeugungen
Männchen und Weibchen riefen in schlank aufrechter Haltung, zum Teil mit nach oben gerichtetem Schnabel, so daß Kopf und Rücken eine Linie bilden (Abb. 33). Rufe in dieser Haltung standen meist am Anfang eines zwischengeschlechtlichen Kontaktes, wie er sich aus der Ankunft oder dem Revierwechsel eines Weibchens ergab. Auf Seiten der Männchen riefen zum Teil mehrere Reviernachbarn gleichzeitig. Dieses Verhalten sah ich 41mal bei Männchen und 19mal bei Weibchen; in 30 weiteren Situationen konnte ich den rufenden Vogel nicht identifizieren. Die derart vorgetragenen Rufe kann ich nur umschreiben; sie bestanden aus einer weich klingenden Komponente (glüh, glüht) und nuanciert unterschiedlichen Endungen (glüh-iez, glüh-izg, glüh-zig). Männchen und Weibchen benutzten die gleichen Rufe. Flog der potentielle Paarpartner als Reaktion auf die Rufe herbei, wurde der Kopf abgewandt

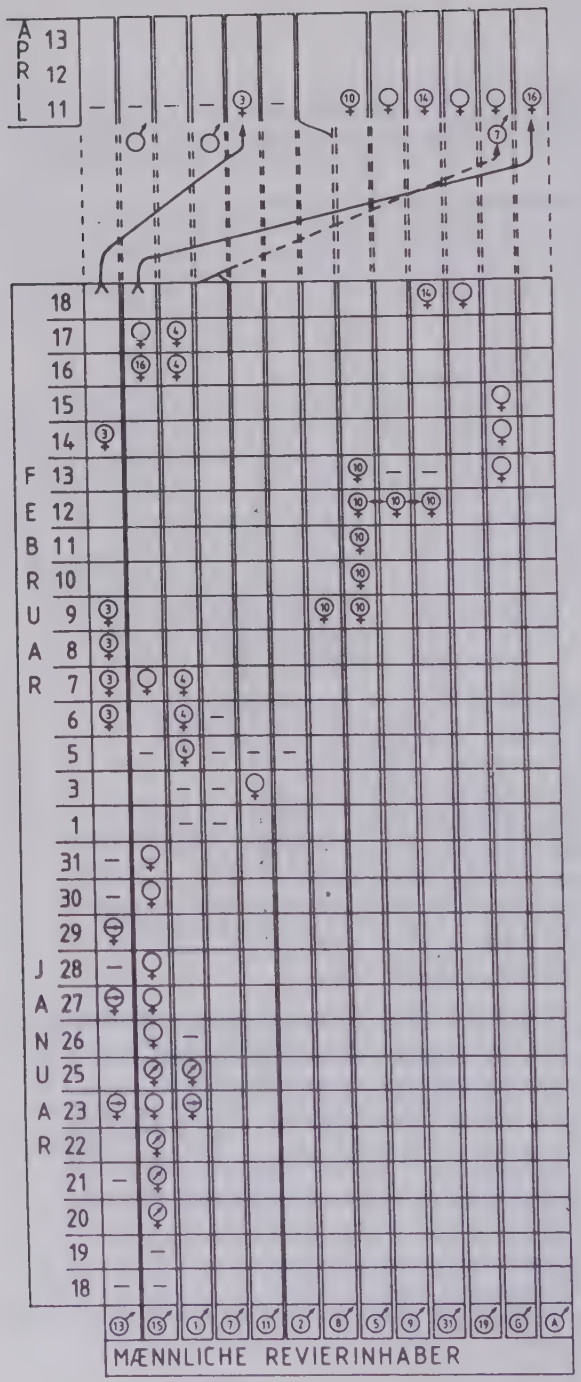


Abb. 32:
L.e. meridionalis: Revierkonstanz und Revierwechselverhalten von Weibchen in der Anpaarungsphase 1980.
Individuell bekannte Raubwürger sind durch ihre Beringungsnummern gekennzeichnet, unberingte männliche Revierinhaber durch den Reviernamen: (G = Gemeindeland, A = Arenakoppel).

– nach mindestens einstündiger Beobachtungszeit kein Weibchen im Revier entdeckt

Weibchen kurz im Revier beobachtet

Weibchen verläßt nach mindestens 30-minutiger Beobachtungszeit Revier

Weibchen mindestens 1 Stunde im Revier beobachtet

Abb.33.1.:
Rufe in schlank aufrechter Haltung

Abb.33.2.:
Wegdrehen und Verbeugen bei Anflug des Partners

Tab. 6: L. e. meridionalis: Zusammenstellung aller während der Anpaarungsphase beobachteter Paarfütterungssituationen

Paarfütterungen, die von Rufen eingeleitet wurden				Paarfütterungen ohne einleitende Rufe
Rufe in schlank-aufrechter Haltung		♀ Gesang	♀ Bettelrufe	
♂ ruft	♀ ruft			
a) ♀ kommt m.F. bietet vollfedr. F. an u. bleibt ruhig sitzen n = 4	c) ♂ kommt m.F. bietet schlank F. an; n.d. Fütterung steiles Aufrichten u. wegsehen n = 13	d) ♂ kommt m. F., bietet schlank F. an, n.d. Fütterung keine Haltungsbesonderheiten n = 3	e) wie d n = 4	f) ♀ sitzt vollfedrig da, ♂ füttert schlank, danach steiles Aufrichten(n=14) z.T.m.Rufen(n=6)
b) ♀ kommt; ♂ Beutestoß, bietet schlank F. an; n.d. Fütterung steiles Aufrichten u. Wegsehen n = 21				g) ♀ sitzt vollfedrig da, ♂ füttert,danach keine Haltungsbesonderheiten (n=32)

und die Ruffrequenz gesteigert. Der Vogel zitterte andeutungsweise mit den Flügeln.
Auch angepaarte Vögel, die sich schon mehrere Tage im gleichen Revier aufhielten, trugen noch ritualisierte Rufserien vor (Männchen n = 10, Weibchen n = 5).
Einmal beobachtete ich, daß ein rufendes Männchen auf den Anflug eines Weibchens mit Verbeugungen reagierte. Bei den von Männchen aus dem Inneren eines Busches oder Baumes vorgetragenen Rufseriene (n = 18) konnte ich dreimal sehen, daß auch diese Rufe in einer derart ritualisierten Haltung vorgetragen wurden.

4.2.3.1.3. Paarfütterungen
Alle Paarfütterungssituationen, bei denen ich Männchen und Weibchen eindeutig identifizieren konnte, sind in der Tab. 6 zusammengestellt. Bei der Ankunft oder dem Revierwechsel eines Weibchens waren die Handlungsabläufe stark ritualisiert, und zwar immer auf der Seite der beteiligten Männchen (Situation b und f), manchmal ebenfalls beim betreffenden Weibchen (c). Ritualisierte Paarfütterungen wurden aber auch bei Vögeln beobachtet, die sich schon mehrere Tage im gleichen Revier aufhielten (Situation a,b und c). Der in a) beschriebene Handlungsablauf, daß ein Weibchen dem Männchen auf seine Rufe hin Futter anbietet, fand mindestens am sechsten Tag des Zusammenseins dieses Paares statt. Am Vortag konnten wir bei diesem Paar keine Fütterungen beobachten. Bei dem aktiv fütternden Weibchen handelte es sich nicht um eine Ausnahme. Dies machten Unstimmigkeiten in der Geschlechtszuordnung zwischen Anpaarungs- und Brutphase 1980 deutlich. Drei beringte Raubwürger, die in der Anpaarungsphase in nicht näher protokollierten Situationen gefüttert hatten, und von mir aufgrund dessen als Männchen bestimmt worden waren, erwiesen sich in der folgenden Brutperiode als Weibchen. Je länger sich Männchen und Weibchen im gleichen Revier aufhielten, um so häufiger wurden die formlosen Paarfütterungen (Situation d,e,g), bei denen immer das Männchen das Weibchen fütterte.

4.2.3.1.4. Verhaltensmännchen/Verhaltensweibchen
Männchen und Weibchen sind bei L. e. meridionalis von der Färbung her nicht zu unterscheiden. Es bestehen aber Verhaltenseigentümlichkeiten zwischen den Geschlechtern, die es einem Beobachter in den meisten Situationen erlauben, die Männchen als Männchen und die Weibchen als Weibchen anzusprechen. Dies gilt nicht für Augenblicke, in denen die Weibchen wie die Männchen auch, ritualisierte Rufserien vortragen. Das Gefieder der Weibchen ist stärker aufgelockert, sie wirken "vollfedriger" neben den "schlanken" Männchen. Wenn beide am gleichen Busch ansitzen (n = 97), bevorzugt das Weibchen Sitzwarten in 1/2 bis 3/4 Höhe; ihre Haltung ist im direkten Vergleich zu der des Männchens waagerechter (n = 76).
Ein nasaler mäh-Ruf, den ich bei Männchen nur im Gesangzusammenhang hörte, registrierte ich 12mal bei Weibchen. Er wurde flügelzitternd dann vorgetragen, wenn ein Männchen in schnellem, geradlinigen Flug auf ein Weibchen zu, oder an einem Weibchen vorbeiflog.

4.2.3.1.5. Innerartliche Auseinandersetzungen
Wie in allen anderen Beobachtungsabschnitten auch, waren aggressive Auseinandersetzungen zwischen männlichen Reviernachbarn häufig (n = 27).

Auseinandersetzungen zwischen Männchen und Weibchen beobachtete ich nur einmal bei einem Paar, daß sich zu diesem Zeitpunkt mindestens seit drei Tagen im selben Revier aufhielt. Im Anschluß an eine unübersichtlche Paarfütterungssituation fielen die Vögel ineinander verkrallt zu Boden. 8 Minuten darauf beobachtete ich die nächste Paarfütterung. An diesem Beobachtungstag herrschte eisiger Ostwind und die morgentlichen Temperaturen waren gegenüber dem Vortag um 5 Grad gefallen.
Aggressive Auseinandersetzungen zwischen Weibchen konnte ich nie beobachten. Wie Weibchen aufeinander reagieren, geht nur andeutungsweise aus dem Protokoll vom 26. Januar 1982 hervor; die Situation spielte sich in zwei Nachbarrevieren ab. Im Revier "Schweinekoppel" hielten sich seit mindestens drei Tagen Männchen (54) und Weibchen (34) gemeinsam auf, im angrenzenden Revier "Feigenkoppel" war das unverpaarte Männchen (37).
15.30 Uhr: ein vierter, unberingter Vogel beginnt auf der E-Leitung zwischen den Revieren schlank-aufrecht zu rufen. Das unverpaarte Männchen (37) fliegt, ebenfalls rufend, durch sein Revier.
15.31 Uhr: Weibchen (37) ruft steil aufgerichtet 'plich' am östlichen Grenzbusch zum Revier "Feigenkoppel". Es wird sofort von Männchen (54) gefüttert.
15.32 Uhr: der unberingte Raubwürger fliegt in eine Brombeerhecke im Revier des unverpaarten Männchens (37).

4.2.3.1.6. Gemeinsames Nächtigen
Bei Individuen, deren Schlafplätze bekannt waren,konnte ich feststellen, daß Männchen und Weibchen im gleichen Baum, oder in der gleichen Hecke übernachteten. Bei allen fünf beobachteten Paaren flog das Weibchen vor dem Männchen den Schlafplatz an.
Im Revier "Trappenkoppel" fing ich am Schlafplatz neben dem Weibchen nicht der Revierinhaber, sondern das Nachbarmännchen. Den Versuch eines dritten Vogels, im Schlafbaum eines Paares zu übernachten, beobachtete ich auch zweimal während einer Anpaarungssituation im April 1981. An einem Abend hörte ich Bettelrufe aus dem Schlafbusch und anschließend Schnabelknacken und schriik-Rufe.

4.2.3.2. L. e. elegans (Beobachtungen an handaufgezogenen Raubwürgern)
Im jahreszeitlichen Vergleich zu den Verhältnissen im Freiland sind die folgenden Beobachtungen an den drei handaufgezogenen Geschwistern aus der Zeit vor der Anpaarungsphase (9.-11.1.82) und aus der beginnenden Brutperiode (ab 9.3.82). Um eine Anpaarungssituation einzuleiten, hatte ich die Vögel jeweils ein paar Tage vor dem wechselseitigen Zusammensetzen in getrennten Räumen untergebracht. Während der Einzelhaltung zeigten alle drei Vögel ausgeprägtes Gesangsverhalten. Die Gesänge waren in der prozentualen Zusammensetzung der Einzelrufe sehr unterschiedlich. Der von Männchen (rot) am häufigsten benutzte quit-Ruf (46%) machte beispielsweise bei Weibchen (gelb) nur 3% aller Rufe aus (Tab. 7). Die Vögel konnten sich während der Einzelhaltung untereinander hören.
Das Zusammenbringen am 9., 10. und 11. Januar hatte jeweils in Kämpfen und erbitterten Verfolgungsjagden geendet. Im Vergleich zu den Verhältnissen während der Herbst- und Wintermonate war Weibchen (gelb) dominant über Männchen (rot), der schon in vergleichsweise fortgeschrittener Brutstimmung war (Anbieten von Futtern an Weibchen gelb). In der zweiten Versuchsserie war das Weibchen ebenfalls

Tab. 7: L. e. elegans: Einzelrufe isolierter Raubwürger (9.1.-8.3.82)

Einzelrufe	grün		♀gelb		♂rot	
verbale Umschreibung	n	%	n	%	n	%
quit	775	28.24	126	3.46	2543	45.93
kwää	136	4.96	511	14.02	31	0.56
trüb	502	18.29	1269	34.84	1392	25.14
trü	281	10.24	843	23.13	1038	18.75
gägä	173	6.30	895	24.55	533	9.63
djidi	150	5.47	1	0.03		
zickelick	398	14.50				
triet	324	11.81				
Gesamtzahl der protokollierten Rufe pro Individuum	2744		3645		5537	

dominant, das heißt es ging zuerst an den Futternapf und belegte die Lieblingsansitze, nahm aber gleich die Futterangebote von Männchen (rot) an. Grün wurde von Männchen (rot) bis zur Erschöpfung gejagt; im Zusammensein mit Weibchen (gelb) wechselten die Dominanzverhältnisse. Ich beobachtete folgende Verhaltensweisen beim 2. Zusammenbringen der drei Raubwürger; soweit das Verhalten sich mit dem deckt, das ich für L. e. meridionalis beschrieben habe, wurde es nicht weiter ausgeführt.

4.2.3.2.1. Rufe in schlank-aufrechter Haltung, Verbeugungen
Alle drei Raubwürger riefen in dieser Haltung quit- und trüb-, Männchen (rot) und grün außerdem trü-Serien.
Im Zusammensein mit Männchen (rot) beschränkte sich die Rufaktivität des Weibchens auf 2 kurze trüb-Serien am ersten Tag. In Gegenwart von grün setzte die Rufaktivität von Weibchen (gelb) am 2. Tag ein und hielt das sechstägige Zusammensein über an. Grün hatte vom ersten Tag an Rufserién vorgetragen.
Grün und Männchen (rot) ließen während der gesamten Dauer ihres Kontakes ausgiebige Rufserien hören. Direkt nach dem Zusammenbringen hatte Männchen (rot), der zunächst 20 Minuten allein quit rief, den ersten gleichlautenden Ruf von grün mit einem Angriffsflug gegen das Trenngitter beantwortet. Bei allen drei Würgern konnte ich Verbeugungen als Reaktion auf den Anflug eines der anderen Vögel beobachten. Männchen (rot) zeigte dieses Verhalten regelmäßig, wenn Weibchen (gelb) auf sein Rufen hin in den späteren Nestbusch flog.

4.2.3.2.2. Paarfütterungen
Paarfütterungen beobachtete ich nur von Männchen (rot) gegenüber Weibchen (gelb),(n = 153). In zwei Situationen reagierte er damit auf trüb-Rufe des Weibchens. 19mal fütterte er das Weibchen, das auf seine Rufe hin angeflogen war. Am ersten Tag richtete das Männchen sich nach den Fütterungen jeweils steil auf und wandte sich vom Weibchen ab.
Im Zusammenhang mit grün schien Männchen (rot) anfangs ebenfalls paarfütterungsmotiviert. Er nahm gleich zu Beginn des Kontaktes eine Mehlwurmpuppe auf und hielt sie 20 Minuten lang während aller Lautäußerungen im Schnabel.
Weibchen (gelb) versuchte sowohl Männchen (rot), (n = 2; am 1. Tag des Zusammenseins), als auch grün (n = 3; am 3. Tag des Zusammenseins) zu füttern. Sie reagierte damit jeweils auf trüb- oder quit-Serien. Weder Männchen (rot) noch grün nahmen ihr Angebot entgegen.

4.2.3.2.3. Verhaltensmännchen/Verhaltensweibchen
Die für L. e. meridionalis beschriebenen Unterschiede im Erscheinungsbild von Männchen und Weibchen konnte ich auch im Zusammensein von Männchen (rot) und Weibchen (gelb) beobachten.

4.2.3.2.4. Kreischen und Flügelzittern
Dieses Verhalten wurde schon in Kapitel 4.1.5.3. ausführlich beschrieben. Es war in diesem Zeitraum bei Männchen (rot) und Weibchen (gelb) dadurch abgewandelt, daß sie teilweise beim Kreischen ein Beutestück im Schnabel hielten. Sie zeigten dieses Verhalten gegeneinander, aber jeweils auch im Zusammensein mit grün. Kreischen und Flügelzittern notierte ich zwischen Männchen (rot) und Weibchen (gelb) nur am 1. Tag, in jeder anderen Konstellation bis zum Versuchsabbruch.

4.2.4. Zwischenstand

Das Anpaarungsverhalten der beiden untersuchten Rassen zeichnet sich einmal durch das Revierwechselverhalten der Weibchen aus. Vergleichbares wurde für andere Raubwürgerrassen nicht beschrieben. Offensichtlich nutzen die Weibchen die Anpaarungsphase, um verschiedene Männchen und deren Reviere zu prüfen. Auswahlkriterium könnte einmal die Revierbeschaffenheit sein; Reviere unterscheiden sich zum Beispiel in der Anzahl der zur Verfügung stehenden Nistgelegenheiten (vgl. Abb. 18-21), außerdem in ihrer Fläche und Lage. Letzteres könnte möglicherweise die Quantität und Qualität des Nahrungsangebotes beeinflußen. Die Paarfütterungsbereitschaft könnte neben der Qualität des Reviers von den Weibchen als Maßstab für die Männchen benutzt werden. Solche Auswahlkriterien wären dann von Selektionsvorteil, wenn sie die Nachkommensrate der Weibchen langfristig erhöhen würden (Zunahme der 'inclusive fitness' im Sinne von Hamilton 1963).

Daß Weibchen die Qualität von Männchen anhand der von diesen verteidigten Pfründe zu überprüfen suchen, konnte für mehrere Arten nachgewiesen werden (Emlen und Oring 1977). Das Paarfütterungsverhalten der Männchen bei der Flußseschwalbe (Sterna hirundo), könnte Ausdruck der Intensität ihrer späteren Brutfürsorge sein (Nisbet 1973). Die während der Anpaarungsphase beobachteten Verhaltensweisen wurden zum großen Teil auch von anderen Würgerrassen und -arten beschrieben oder sind charakteristisch für Sperlingsvögel insgesamt. So das Schnabelheben, assoziert mit angelegtem Gefieder (schlanke Steilhaltung), (Andrew 1961). Es drückt Angst, Aggressivität und gleichzeitig sexuelle Anziehung zwischen Individuen aus, die einander noch relativ unbekannt sind. Das gleichzeitig beobachtete Flügelzittern, daß auch in anderen Situationen auftrat, ist eine Beschwichtigungsgebärde, die sich aus dem Bettelverhalten der Jungvögel ableitet. Das Hochheben und Wegdrehen des Schnabels bei Anflug des Partners wurde speziell für Lanius excubitor auch als Befriedigungsgeste verstanden, da der Schnabel hier eine gefährliche Waffe darstellt (Ullrich 1971; Cade 1962).

Auch Paarfütterungen sind in Anpaarungssituationen von Sperlingsvögeln und Vögeln insgesamt häufig beschrieben worden, wobei Umfang und zeitliches Auftreten von Art zu Art sehr unterschiedlich sein können. Es füttern fast ausschließlich die Männchen die Weibchen (Lack 1944). Von der Regel abweichende Verhältnisse bestehen bei Turnix lepurana und Turnix varia und gehen hier mit insgesamt vertauschten Geschlechterrollen einher (Seth-Smith 1905). Wechselseitiges sich Füttern der Paarpartner wurde auch bei Seidenschwänzen (Bombycilla garrulus und Bombycilla cedrorum) beschrieben (Berndt 1933; Crouch 1936) und - hier auf den Beginn des Paarkontaktes beschränkt- bei Sterna hirundo (Tinberger 1932). Die bei L. e. meridionalis nur bei einem Paar genau beobachtete Situation, in der das Weibchen das Männchen fütterte, läßt Interpretationen zur Funktionalität dieses Verhaltens nicht zu. Als eigenartiges Männchen-Verhalten eines Weibchens wurde auch bei Lanius vittatus das Beuteanbieten eines Weibchens an das Paarmännchen beschrieben (Panow 1983).

Die während der Anpaarungsphase benutzten Rufe wurden nur mangelhaft in die Untersuchung einbezogen. Oberflächlich unterscheiden sie sich nicht bei Männchen und Weibchen. Das trifft auch für die drei handaufgezogenen Vögel von L. e. elegans zu, wobei hier in der Anpaarungsphase der prozentuale Anteil der benutzten Rufe beim

Männchen schwergewichtig anders war, als beim Weibchen.
Die Verhaltensdaten geben kein abgerundetes Bild von dem, was sich bei der Ankunft eines Weibchens in einem Männchen-Revier abspielt. Vor allem ist unklar geblieben, wie sich Männchen und Weibchen als solche erkennen. Alle beobachteten auffälligen Verhaltensweisen erwiesen sich nach und nach als solche, in denen sich die Geschlechter glichen. Die unauffälligen, wie Gefieder- und Haltungsdifferenzen, erwiesen sich als schwer meßbar. Möglichherweise ist das Verhalten der Weibchen, in die Reviere der Männchen zu kommen, schon ein wichtiger Unterscheidungsmoment. Bei anderen monomorphen Arten sollen die Männchen die Weibchen daran erkennen, daß diese ihren Angriffen nicht ausweichen (Nice 1945).
Das Anpaarungsverhalten der beiden Raubwürgerrassen wird durch die Verhältnisse bei anderen untersuchten Rassen nicht unbedingt erhellt. Ein wichtiges Element in der Anpaarungsphase des mitteleuropäischen Raubwürgers L. e. excubitor sind Gruppentreffen von bis zu sechs Vögeln (Ochs 1895; Dorka und Ullrich 1975; Schön 1978).
Hier, wie auch bei L. e. invictus und L. e. pallidirostris wurde aurgeprägtes Betteln mit Flügelschlagen als auffälliges Verhalten zu Beginn der Anpaarung beschrieben (Cade 1962; Panow 1983; Schön 1978; Ullrich 1971). Beide Verhaltensweisen wurden sowohl in der Anpaarung als auch im 'reproductive-fighting' verschiedener Arten beschrieben (Andrew 1961).

4.3. Daten zur Paarbindung, zur Paarzusammensetzung und zum Vorkommen unverpaarter Männchen

Wie die vorausgegangenen Kapitel gezeigt haben, halten sich Männchen und Weibchen beider untersuchter Rassen den Herbst und Winter über in Einzelrevieren auf. Die Paarpartner zweier aufeinanderfolgender Brutzyklen waren in keinem beobachteten Fall diesselben (L. e. meridionalis n = 6; L. e. elegans n = 4). Fälle von klassischer Polyandrie oder Polygynie konnten nicht beobachtet werden. In diesem Sinne wäre die Paarbindung als monogam zu bezeichnen oder unter Einbeziehung des zeitlichen Effekts als saisonehig.
Die Alterszusammensetzung bekannter Paare und die aller bekannter brütender Männchen und Weibchen insgesamt zeigt für L. e. meridionalis die Abb. 34. Bei den Paaren überwiegen solche mit zwei adulten Paarpartnern, gefolgt von Paaren, bei denen die Männchen adult und die Weibchen vorjährig sind. Der Anteil vorjähriger brütender Weibchen unterscheidet sich nur unwesentlich von dem brütender adulter Weibchen. Im Gegensatz dazu brüten vorjährige Männchen nur ausnahmsweise. Die Verhältnisse bei L. e. elegans entsprechen diesen Befunden. Von fünf Paaren waren bei dreien beide Paarpartner adult und zweimal hatte sich ein vorjähriges Weibchen mit einem adulten Männchen verpaart. Insgesamt konnten acht Paarmännchen als adult, keines als vorjährig erkannt werden.
Bei beiden Rassen beobachtete ich während der Brutzeit unverpaarte Männchen. Sie machten bei L. e. meridionalis 1980 28% der gesamten Männchenpopulation aus, 1982 22%. Im tunesischen Beobachtungsgebiet kann ich für 1980 keine Angaben machen, da die Brutreviere zu weit auseinanderlagen, und ich fast ausschließlich Paare beringt hatte.
1981 betrug der Anteil unverpaarter Männchen in einem fest umrisssenen Gebiet 33% der Männchenpopulation. Bei L. e. meridionalis konnten vier unverpaarte Männchen als adult und vier als vorjährig erkannt werden. Bei L. e. elegans ist das Verhältnis 1 : 3 "zugunsten" der vorjährigen

	♂♂ ad	♂♂ vorj.
♀♀ ad	9	1
♀♀ vorj.	6	2

Abb. 34.1.

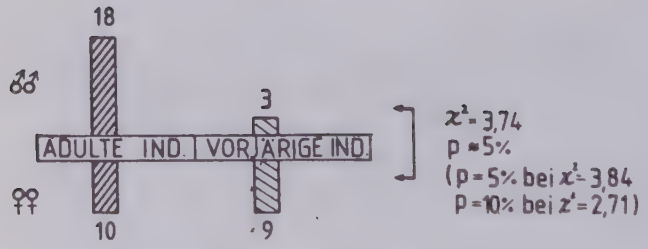


Abb. 34.2.

Abb.34.1.-34.2.: L.e. meridionalis: Zur Alterszusammensetzung brütender Individuen
34.1.: Alterszusammensetzung bekannter Paare
34.2.: Vergleich der Alterszusammensetzung brütender Männchen und Weibchen (obere Säulen Männchen, untere Säulen Weibchen)

Männchen verschoben. Die Zahlen fassen für L. e. meridionalis die Daten von 1980 und 1981 zusammen. Bei dieser Rasse waren 66% der Reviere der unverpaarten Männchen entweder im Vorjahr oder in der folgenden Brutperiode Brutreviere gewesen.

4.3.1. L. e. meridionalis: Revierwechselverhalten von Weibchen während der Brutperiode

Im spanischen Beobachtungsgebiet zeigte sich, daß die Bindung der Paarpartner aneinander auch während der Brutperiode sehr locker ist. Entsprechende Daten für L. e. elegans liegen nicht vor. Die Bindung eines Paares kann zum Beispiel während der laufenden Brutperiode gelöst werden. Dies zeichnete sich 1980 bei einem Paar ab und bestätigte sich in der folgenden Brutperiode bei sieben weiteren Paaren (Abb. 35).
Sechs der sieben beobachteten Revierwechsel von Weibchen fanden statt im Anschluß an Verluste von Gelegen (n = 2), oder gerade geschlüpften Jungvögel (n = 4). Die zeitliche Ankunft des Weibchens im Revier von Männchen (31), am 15.4.81, legt ebenfalls nahe, daß es bereits einen Brutansatz hinter sich hatte.
Weibchen (35) kehrte nach dem Revierwechsel wieder zu Männchen (46) zurück. Zwischenzeitlich hatte ich sie 2km vom Brutrevier in zwei Nachbarrevieren beobachtet. Beide Männchen riefen ritualisiert und fütterten das Weibchen. Im Nestbusch dieses Weibchens verriet hängengebliebenes Kleingefieder direkt am Nest, daß der Nesträuber das Weibchen dort überrascht hatte. In zwei Fällen fehlte nach dem Nestverlust jede Spur vom Weibchen. Möglicherweise hatte hier kein Revierwechsel stattgefunden, sondern das Weibchen war das Opfer eines Nesträubers geworden.

4.3.2. L. e. meridionalis: Zwischengeschlechtliche Kontakte von nicht miteinander verpaarten Individuen

Während der Brutperiode beobachtete ich Männchen, die mit auffällig großen Beutetieren (Maulwurfsgrille, Eidechse, Skolopender) zum Teil minutenlang an exponierten Stellen saßen. Oder sie waren unterwegs, und bevorzugten - gegen ihre sonstigen Gewohnheiten - versteckte Ansitze. Die Würger versuchten, unbemerkt in fremde Reviere zu gelangen und bis zum Weibchen vorzudringen. Entdeckte sie dabei das Reviermännchen, wurden sie heftig angegriffen und vertrieben. Wenn sie unentdeckt das Weibchen erreichten, nahm dieses ohne weiteres das Futterangebot an. Zum Teil bettelte sie dem Fremdmännchen sogar lautstark entgegen, worauf dann gleich der Revierinhaber erschien. Neben erfolgreichen Paarfütterungen durch revierfremde Männchen sah ich im Anschluß daran zweimal Kopulationen. Die solchermaßen eindringenden Männchen waren in der Mehrzahl unverpaart (n = 10). Ich beobachtete aber auch verpaarte Männchen (n = 7) - überwiegend solche, deren Weibchen gerade brüteten (n = 6) - beim Füttern fremder Weibchen. In 57% aller Situationen waren die gefütterten fremden Weibchen gerade bei der Eiablage. Männchen (38) fütterte das unberingte Nachbarweibchen auch zu einem Zeitpunkt, an dem gerade Jungvögel geschlüpft waren. Sechsmal beobachtete ich Szenen, bei denen ein Revierinhaber gerade einen Eindringling vertrieb, während ein zweiter das Weibchen fütterte. In der Abb. 36 sind alle individuellen Kontakte von Weibchen mit revierfremden Männchen zusammengefaßt, die ich 1980 und 1981 beobachtet habe. Einige der Männchen konnten wiederholt beim Füttern des gleichen Weibchens beobachtet werden.

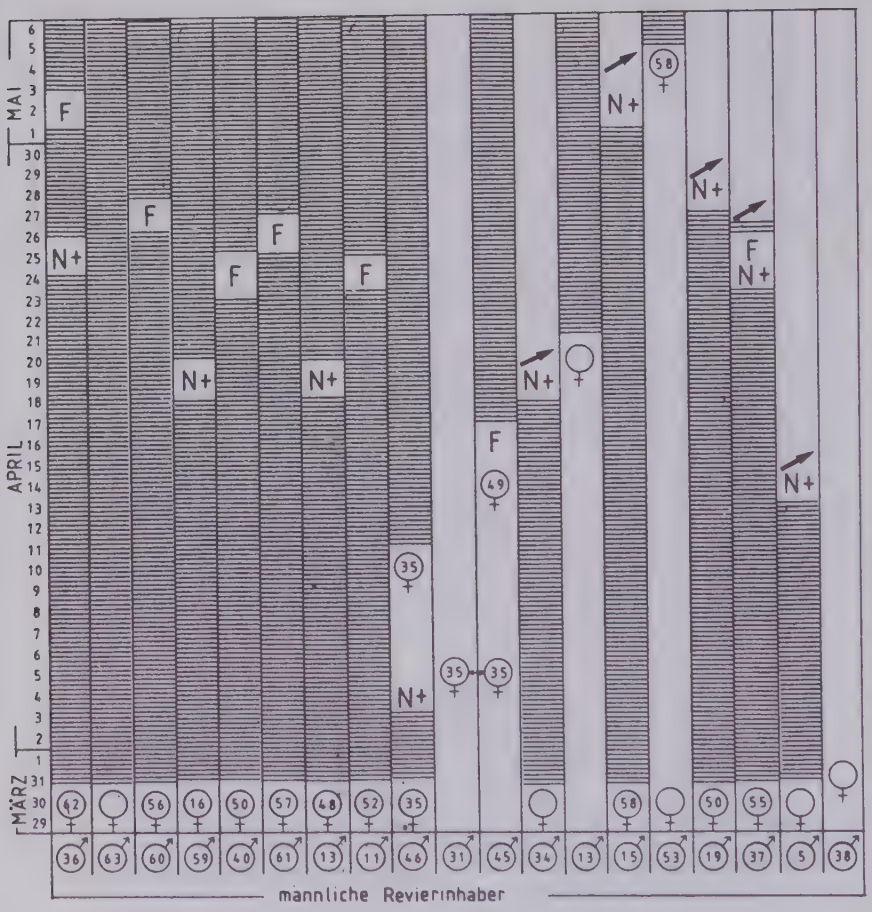


Abb. 35: L.e. meridionalis: Revierkonstanz und Revierwechsel von Weibchen in der Brutsaison 1981.
Individuell beringte Raubwürger sind durch ihre Beringungsnummern gekennzeichnet.

- Weibchen fortwährend im Revier
- Weibchen aus dem Revier verschwunden
- N+ Verlust der Jungvögel oder des Geleges
- F Fang des Weibchens

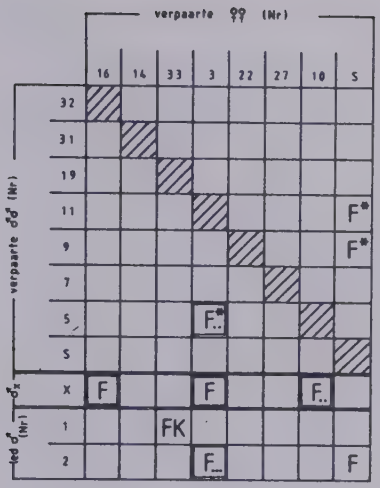


Abb. 36.1.: Brutsaison 1980

Abb. 36.1.-36.2.: Revierfremde Männchen füttern verpaarte Weibchen.
Individuell bekannte Raubwürger sind durch ihre Beringungsnummern gekennzeichnet, unberingte durch den Reviernamen (F = "Fuchskoppel", H = "Hasenkoppel", K = "Krösus", S = "Schafstränke", Z = "Zecke")

F = Fütterung

K = Kopula

[F] = gefüttertes Weibchen bei der Eiablage

* = Paarweibchen des betreffenden Männchens brütend

.. = Situation zweimal beobachtet, usw.

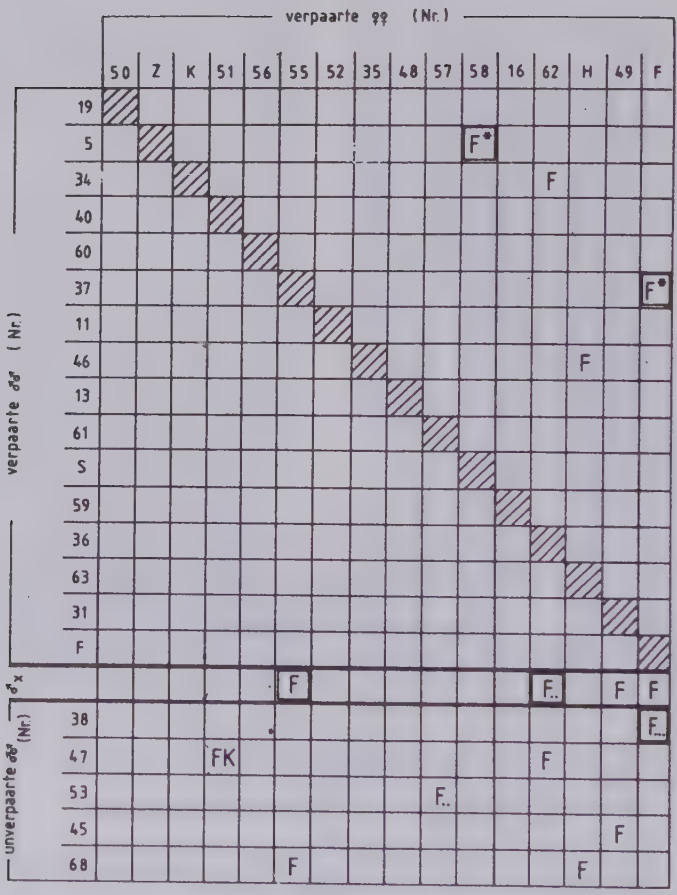


Abb. 36.2.: Brutsaison 1981

Die fütternden fremden Männchen stammten in 91% aller eindeutig identifizierten Fälle aus Nachbarrevieren.
Bei L. e. elegans beobachtete ich zweimal, daß ein Fremdwürger, der ein großes Beutetier im Schnabel hielt, vom Reviermännchen heftig angegriffen wurde. Eines dieser Ereignisse fiel in die Zeit der Eiablage des betreffenden Paares.

4.3.3. Zwischenstand
Die Paarbindung von L. e. meridionalis, vielleicht auch die von L. e. elegans, unterscheidet sich deutlich von der anderer Raubwürgerrassen. Sie ist von weiblicher Seite her sehr störanfällig und zudem 'unpersönlich', was sich aus den Reaktionen der Weibchen auf revierfremde Männchen schließen läßt. Letzteres betrifft auch die Männchen, die, verpaart oder unverpaart, über Paarfütterungen sexuelle Kontakte zu verschiedenen Weibchen herzustellen suchen.
Bei anderen untersuchten Raubwürgerrassen (L. e. invictus, L. e. excubitor - nördliche Rassengruppe -; L. e. pallidirostris - südliche Rassengruppe -) ist die Paarbindung während der Brutperiode unangetastet. Hier verbietet das aggressive Verhalten der Weibchen überhaupt Annäherungsversuche fremder Männchen (Panow 1983, Schön 1978, Ullrich 1971).
Wo die Aggressionslosigkeit der Weibchen gegenüber revierfremden Männchen Kopulationen möglich machte, liegt der Selektionsvorteil dieses Verhaltens für die Individuen, die es zuerst zeigten, auf der Hand. Männchen und Weibchen erhöhen zunächst ihren Fortpflanzungserfolg. Einmal entwickelt, scheint mir die Verbreitung eines derartigen Verhaltens unaufhaltsam, bis sich eine evolutionär stabile Strategie, EES, eingependelt hat (Maynard Smith 1974 und 1976).
Dabei müßte sich die anfängliche Erhöhung des Fortpflanzungserfolges wieder verringern, je weiter sich die Eigenschaft in einer Population ausbreitet. Ein Zurück ist nicht ohne weiteres möglich, denn der einseitige Verlust dieser Verhaltensweise wäre für die betreffenden Individuen sicher ein Selektionsnachteil.
Eine Gegenselektion auf Seiten der Männchen könnte dadurch in Bewegung kommen, daß benachbarte Reviere bevorzugt von verwandten Männchen belegt werden. Die Fremdkopulationen blieben sozusagen 'in der Familie'.
Das Revier des einzigen wiedergefundenen nestjung beringten Männchens von L. e. meridionalis schloß direkt an das seines Vaters an (Abb. 21).
Das einzig wiedergefundene nestjung beringte Weibchen brütete 2km von seinem Geburtsort entfernt.
Das vorangegangene Kapitel enthält weiter Hinweise auf ein zahlenmäßig unausgewogenes Geschlechtsverhältnis. In dieser Hinsicht würde ich das Vorkommen unverpaarter Männchen im Beobachtungsgebiet interpretieren.
Unverpaarte Männchen wurden bei vielen anderen Vogelarten beobachtet, auch bei anderen Raubwürgerrassen und Würgerarten (Conrads 1968; Glück 1980; Hantge 1957; Mayr 1939; Schön 1978; Ullrich 1971). Teilweise kumuliert ihr Vorkommen in Grenzpopulationen von Arten (Haartmann 1952).
Bei L. e. elegans und L. e. meridionalis einen dem Vorkommen der unverpaarten Männchen entsprechenden Anteil nichtbrütender, aber unentdeckter Weibchen anzunehmen, halte ich so lange für falsch, wie die von unverpaarten Männchen verteidigten Reviere die Qualität von Brutrevieren haben. Dies ließ sich bei L. e. meridionalis für einen Teil dieser Reviere zeigen.
Der Unterschied in der Alterszusammensetzung brütender Männchen und

Weibchen ist, was das zahlenmäßige Überwiegen adulter Männchen gegenüber adulten Weibchen anbelangt, ein weiteres Indiz für ein unausgewogenes Geschlechtsverhältnis. Innerhalb der brütenden Weibchen unterscheidet sich der Anteil vorjähriger und adulter Vögel nicht. Mögliche Verluste der Weibchen müßten deshalb am ehesten in der Brutperiode zu suchen sein. Der geringe Anteil vorjähriger brütender Männchen könnte einmal ihre Schwierigkeiten kennzeichnen, im eigentlichen Brutrevier Fuß zu fassen. Die Möglichkeit einer höheren Sterberate vorjähriger Männchen im ersten Lebensjahr kann aber nicht ausgeschlossen werden.
Ein wie auch immer entstandenes Überangebot brutwilliger Männchen bietet einen Schlüssel zum Verständnis des Revierverhaltens der Männchen. Ihre aggressive Territorialität wäre demnach tatsächlich Ausdruck ihrer Konkurrenz um eine Minderheit von Weibchen.

4.4. Brutbiologische Daten

4.4.1. Beginn und Verlauf der Brutperiode, Zweitbruten, Ersatzbruten

Der Beginn und der Verlauf der Brutperiode sind für L. e. elegans in der Abb. 37.3 und für L. e. meridionalis in der Abb.37.1 u. 37.2 dargestellt. Ihr Beginn wurde berechnet aus den Daten der in den Abbildungen umrandeten Beobachtungszeiträume. Den Berechnungen wurde eine Gelegestärke von fünf Eiern und eine Brutzeit von 16 bzw. 17 Tagen zugrunde gelegt. Die in den Juni fallenden Gelegebeginne lassen Schlüsse auf die Dauer der Brutperiode zu. Mit dem Flüggewerden der spätesten Bruten kann bis Mitte Juli gerechnet werden.
L. e. meridionalis und L. e. elegans tätigen nach Gelegeverlusten Ersatzbruten. Bei L. e. meridionalis beobachtete ich zweimal, daß auch das Ersatzgelege nach Verlust ersetzt wurde.
Zu einem Zeitpunkt, an dem sich die flüggen Jungvögel der ersten Brut noch im Revier aufhielten, begann ein Paar von L. e. meridionalis mit der Zweitbrut. Der Verlust des Zweitgeleges wurde von diesem Paar ersetzt. Bei L. e. elegans beobachtete ich in sieben von 20 Revieren Zweitbruten.

4.4.2. Gelegegröße, Brutdauer und Nestlingszeit

Während der Brutperioden 1980 und 1981 fand ich bei L. e. meridionalis 27, bei L. e. elegans 15 Vollgelege. Neun weitere Angaben über Gelegestärken von L. e. elegans sind der Literatur entnommen (Erlanger 1899, Koenig 1888 und 1892). Da ich immer zu einem Zeitpunkt im Beobachtungsgebiet ankam, an dem die Brutperiode bereits begonnen hatte, kann ich nicht mit Sicherheit sagen, ob es sich bei den Gelegen um Erst- oder um Ersatzgelege handelte. Lediglich die Zweitgelege waren auf Grund der Anwesenheit der Jungvögel der ersten Brut eindeutig zu identifizieren (wobei aber auch hier die Ersatzgelege mit Ausnahme der kontinuierlich beobachteten Fälle nicht als solche angesprochen werden konnten).
Aus allen Gelegedaten errechnet sich für L. e. meridionalis eine mittlere Gelegestärke von 5,11 Eiern ($\pm s$ = 0,58), für L. e. elegans von 4,71 Eiern ($\pm s$ = 1,04).
Ein vergleichbarer Unterschied in den Gelegestärken besteht bei L. e. elegans zwischen den der Literatur entnommenen Daten ($\bar{x}$ = 5,11/$\pm s$ = 0,93) und den von mir im Freiland vorgefundenen Eizahlen pro Vollgelege ($\bar{x}$ = 4,47/$\pm s$ = 1,06), Gemeinsam ist den Literaturdaten von

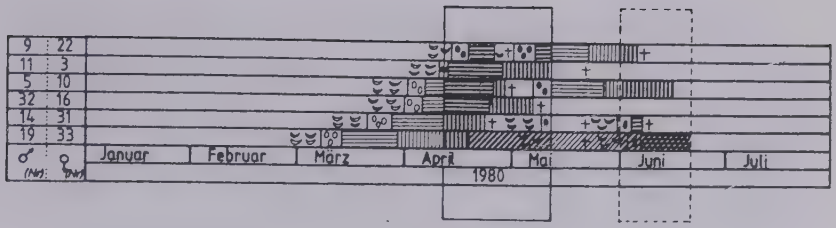


Abb. 37.1.: L.e. meridionalis

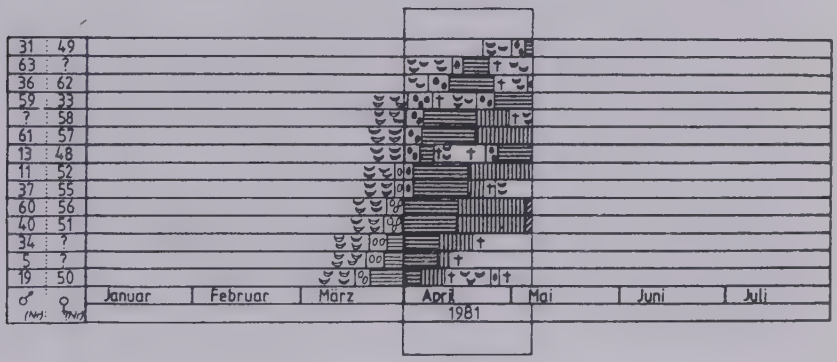


Abb. 37.2.: L.e. meridionalis

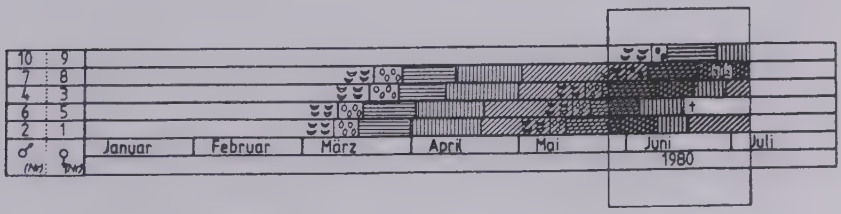
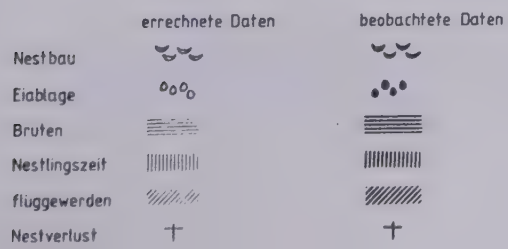


Abb. 37.3.: L.e. elegans

Abb. 37.1.-37.3.: Beginn und Verlauf der Brutperiode. Die Beobachtungszeiträume sind in den Abb. umrandet; gestrichelte Umrandung: Daten Dr. V. Dorka



Tab. 8: Gelegestärken von L. e. meridionalis und L. e. elegans. Verglichene Mittelwerte sind durch Pfeilsignatur verbunden.

L. e. elegans								
Anzahl der Eier pro Gelege	2	3	4	5	6	n	$\bar{x}$	$\pm$ s
a) Anzahl der Nester (eigene Daten)	1	1	5	6	2	15	4.47	1.06
b) Anzahl der Nester (Literaturdaten)			3	2	4	9	5.11	0.93
c) Gesamtzahl d. Nester (mittlere Gelegestärke)	1	1	8	8	6	24	4.71	1.04
d) sichere Zweitgelege		1	3	1	1	6	4.33	1.03
L. e. meridionalis								
Anzahl der Eier pro Gelege	2	3	4	5	6	n	$\bar{x}$	$\pm$ s
a) Gesamtzahl d. Nester (mittlere Gelegestärke)		2	2	14	9	27	5.11	0.58
b) Erstgelege oder deren Ersatzgelege		1	2	14	9	26	5.19	0.75
c) sichere Ersatzgelege von Erstgelegen			1	1	3	5	5.40	0.89
d) Ersatzgelege von Zweitgelegen		1						

t = 1.5, p > 5 %

t = 0.26, p > 10 %

t = 2.56, p < 1 %

t = 0.558, p ≈ 30 %

Tab. 9: Brutverluste bei L. e. elegans und L. e. meridionalis

Rasse / Jahr	beobachtete Brutansätze	beob. bis zum Flüggewerden	Gesamtzahl d. beob. Verluste	Gelegeverluste	Verluste von Jungvögeln
meridionalis/1980	15	5(33%)	10(67%)	2(13%)	6(40%)
meridionalis/1981	15	4(27%)	11(73%)	5(33%)	5(33%)
elegans / 1980	9	6(67%)	3(33%)	---	3(33%)

L. e. elegans und den von mir im spanischen Beobachtungsgebiet ermittelten Gelegestärken, daß hier die Gelegebeginne jeweils in den März und April fallen. Bis auf eines wurden alle von mir gefundenen Gelege von L. e. elegans im Mai und im Juni begonnen. Dies spricht dafür, daß die Unterschiede in den Gelegestärken saisonale Ursachen haben. Die Gelegestärken beider Rassen sind in Tab. 8 zusammengestellt; soweit möglich, sind Erst-, Zweit- und Ersatzgelege gekennzeichnet. Als Brutdauer (Zeit zwischen der Ablage des letzten Eies und dem Schlüpfen des letzten Jungvogels; Heinroth 1926) ermittelte ich für L. e. meridionalis zweimal siebzehn Tage, für L. e. elegans zweimal sechzehn Tage. Bei L. e. meridionalis blieben die Jungvögel zweier Bruten mindestens neunzehn Tage lang im Nest. Entsprechende Daten liegen für L. e. elegans aus dem Freiland nicht vor. Meine handaufgezogenen Raubwürger verließen am 17. (Männchen rot) und am 18. Tag (grün und Weibchen gelb) nach dem Schlüpfen das Nest.

4.4.3. Geschlechtsspezifische Arbeitsteilung bei der Jungenaufzucht
Bei beiden Rassen beobachtete ich nur, daß das Weibchen brütete und anschließend die Jungvögel huderte. Allein bei den in der Brutperiode gefangenen Weibchen (n = 16) waren die Federfluren der Bauchregion teilweise unbefiedert und die Lederhaut in diesem Bereich stark verdickt und durchblutet (Brutfleck). Die Hauptlast der Nahrungsversorgung des Weibchens und der Jungvögel übernimmt während der Brut- und Huderphase das Männchen. Ob danach das Weibchen gleichermaßen an der Nahrungsbeschaffung beteiligt ist, ließ sich bei dem einen in dieser Phase näher beobachteten Paar nicht feststellen. Von 170 protokollierten Anflügen mit Futter an 3 Beobachtungstagen (die Jungvögel waren zu diesem Zeitpunkt ungefähr zwanzig Tage alt), konnten überhaupt nur 27 dem Männchen und 26 dem Weibchen eindeutig gutgeschrieben werden. Siebenmal beobachtete ich außerdem während dieser Tage, daß das Männchen sein Beutestück dem Weibchen zum Füttern übergab. Im Anschluß an eine Beuteübergabe fand eine Kopulation statt. In diesem Revier waren bei meiner Abreise die Jungvögel ungefähr 40 Tage alt. Das neue Nest war fertiggestellt, aber noch leer.
In Tunesien, wo ich meine Beobachtungen jeweils zu einem späteren Zeitpunkt der Brutperiode begann, versorgten bei meiner Ankunft in sieben Revieren die Männchen allein die Jungvögel. Das Weibchen bebrütete bereits die Eier der Zweitbrut. Es wurde vom Männchen mit Futter versorgt.
Das Käfigpaar von L. e. elegans zeigte die oben angeführte geschlechtsspezifische Arbeitsteilung noch deutlicher. Im Jahre 1981 zog es erfolgreich einen Jungvogel auf. Weibchen grün brütete und huderte allein. Männchen rot brachte alle Futterstücke für den Jungvogel, übergab sie aber bis zum achten Tag an Weibchen grün. Von da an fütterte Männchen rot den Jungvogel immer häufiger direkt. Weibchen grün suchte nie ein Nahrungsstück für den Jungvogel. Nachdem dieser das Nest verlassen hatte, wurde sie nicht mehr fütternd beobachtet. Sechs Tage nach diesem Zeitpunkt legte sie das erste Ei der Zweitbrut.

4.4.4. Bruterfolge und Brutverluste
In neun Fällen konnte der Brutansatz eines Paares bis zum Flüggewerden der Jungvögel verfolgt werden. In den meisten Fällen fielen aber Gelege oder Jungvögel Nesträubern zum Opfer (Tab. 9).
Im spanischen Beobachtungsgebiet sind die Brutverluste mit insgesamt

70% aller 30 beobachteten Brutansätze 1980 und 1981 sehr hoch. Als Nesträuber kommen Perleidechse (Lacerta lepida), Treppennatter (Elaphe scalaris), Elster (Pica pica), Wiesel (Mustela herminea) und Ginsterkatze (Genetta genetta) in Frage, die alle im Beobachtungsgebiet gesehen oder gehört werden konnten. In zwei Fällen war das Nest vollständig zerstört und vom Baum gerissen. Zweimal deutete graues Kleingefieder in Nestnähe auf eine Schreckmauser des Weibchens hin. Bei einem Paar verschwanden die Jungvögel an aufeinanderfolgenden Tagen.
Im tunesischen Beobachtungsgebiet Maknassy waren 1980 die Verluste mit 33% viel geringer. Zweimal wurden die gerade flügge gewordenen Jungvögel von Menschen gefangen und im dritten Fall verschwanden die Nestjungen an aufeinanderfolgenden Tagen. Für das Jahr 1981 habe ich für dieses Beobachtungsgebiet keine genauen Daten.

4.4.5. Zur Auflösung des Paarzusammenhalts nach erfolgreicher Brut
Die Daten betreffs L. e. meridionalis stellte mir dankenswerter Weise Dr. V. Dorka zur Verfügung, der vom 1.-18. Juni 1981 in Casar de Caceres Beobachtungen durchführte.
Im Revier von Männchen (9) und Weibchen (22) waren, bis auf einen, alle der fast flüggen Jungvögel einem Nesträuber zum Opfer gefallen. Das Paar hielt danach noch vom 6. bis zum 10. Juni zusammen. Das Männchen fütterte das Weibchen und den überlebenden Jungvogel. Bei der nächsten Kontrolle am 18. Juni konnten nur das Männchen und der Jungvogel im Revier entdeckt werden.
Die Jungvögel von Männchen (7) und Weibchen (27) waren am 15. Juni, dem Fangdatum des Weibchens, ungefähr siebzehn Tage alt. Weibchen (27) hatte zu diesem Zeitpunkt gerade mit der Mauser begonnen; die erste Handschwinge fehlte bereits. Das Weibchen wurde nach dem Fang nicht mehr im Revier beobachtet; Männchen (7) versorgte allein die sechs Jungvögel. Nimmt man den Mauserbeginn als äußerlich sichtbares Zeichen für das Ende der Brutsaison, so scheint dieser Zeitpunkt bei den Weibchen früher erreicht zu sein als bei den Männchen. Bei dem Paar Männchen (29) und Weibchen (30), die am 17. und 18. Juni gefangen wurden, mauserte das Weibchen die erste und zweite Handschwinge. Das Männchen hatte keine Mauseranzeichen aufgewiesen. Die Jungvögel waren zu diesem Zeitpunkt ungefähr 18 Tage alt.
Im tunesischen Beobachtungsgebiet zeigte ein Paarmännchen am 2. Juli noch keine Mauseranzeichen. Das Paarweibchen, daß am 4. Juli gefangen wurde, mauserte bereits die 1. und 2. Handschwinge. Die Jungvögel waren zu diesem Zeitpunkt 10 Tage alt.

4.4.6. Zwischenstand
Die Brutperiode von L. e. elegans und L. e. meridionalis erstreckt sich über einen Zeitraum von 4 1/2 Monaten. Sie ist damit fast doppelt so lang wie die der anderen Rassen weiter im Norden des Verbreitungsgebietes (Cade 1967; Dementiev 1954; Haartmann 1969; Huhtala et al. 1977; Schön 1978; Ullrich 1971). Wohl in Abhängigkeit davon konnte ich bei beiden Rassen Zweitbruten registrieren. Die größere Anzahl der Zweitbruten kommt beim tunesischen Raubwürger durch die zeitliche Verschiebung der Beobachtungsperioden zustande. Hier hielt ich mich jeweils in der zweiten Hälfte der Brutperiode auf. Zweitbruten sind ansonsten beim Raubwürger nur für L. e. pallidirostris bekannt, der ebenfalls zur südlichen Rassengruppe zählt.

Sie beschränken sich bei dieser Rasse auf die südlichen Populationen (Panow 1983). Daß sich die Anzahl der Bruten von Norden nach Süden erhöht, wurde bei vielen Arten beobachtet und damit erklärt, daß im Süden die nahrungsökologische Situation frühere Aufzucht von Jungvögeln ermöglicht (Lack 1968). Die Singdrossel (Turdus philomelos) beispielsweise brütet in Nordeuropa einmal im Jahr (Lack 1966), im feuchtwarmen Klima Südenglands dagegen bis zu fünfmal jährlich (Mayer-Gross and Perrins 1962).
Gegenläufig zur Zunahme der Bruten ist eine Zunahme der Gelegestärke. Die durchschnittlich größten Gelege hat im Norden des Verbreitungsgebietes L. e. melanopterus mit einer mittleren Gelegestärke von 6,2 Eiern (±s = 1,4; n = 30); die niedrigsten im Süden L. e. elegans und L. e. meridionalis mit 4,7 (±s = 0,58; n = 27) und 5,11 Eiern (±s = 0,58; n = 27). Dazwischen liegt die mittlere Gelegestärke von L. e. excubitor,die in Mitteleuropa bei 5,73 Eiern liegt (±s = 1,24; n = 99); Gelegestärken zusammengestellt aus Bäsecke 1956; Erlanger 1899; Feindt 1955; Glutz 1962; Heidig 1938; Huhtala et al. 1977; Koenig 1888 und 1892; Krambrich 1940; Schön 1978; Steinfatt 1941; Ullrich 1971. Die regelmäßige Verringerung der Gelegestärken von Norden nach Süden wurde bei vielen Vogelarten beobachtet und beschrieben (Groebbels 1937; Hesse 1923; Lack 1947,1948 und 1954; Moreau 1944). Sie wird so erklärt, daß mit der Tageslänge breitenabhängig auch die tägliche Aktivitätszeit wächst. Deshalb können Altvögel im Norden pro Tag länger und entsprechend mehr Nahrung sammeln und im Mittel eine größere Jungvogelanzahl großziehen (Klomp 1970; Lack 1968). Eine derartige Abhängigkeit scheint sich nur auf erste Gelege zu beziehen, denn in der Regel nehmen an einem bestimmten Ort die Gelegestärken während der Brutperiode allmählich wieder ab (Kalendereffekt), obwohl gleichzeitig die Tageslänge und damit die Aktivitätszeit zunehmen (Klomp 1970). Möglicherweise erschöpfen sich die Energiereserven der Weibchen nach dem ersten oder zweiten Gelege (Schmidt und Steinbach 1985; Tollenaar 1922; Wagner et al. 1965); oder die höheren Temperaturen drosseln die an sich längere Aktivitätsdauer. Die Abnahme der Gelegestärke konnte beispielsweise bei Troglodytes aedon, einem nordamerikanischen Zaunkönig, durch erhöhte Temperaturen erreicht werden (Kendeigh 1941).
Auch bei L. e. elegans unterscheiden sich die Mittelwerte der Gelegestärken früher Bruten (Literaturdaten) und später Bruten (eigene Daten). Bei L. e. meridionalis wurden überwiegend frühe Bruten registriert, deren Mittelwert dem entsprechenden von L. e. elegans nahekommt. Eine jahreszeitliche Abnahme der Gelegestärke wurde auch für L. e. excubitor und L. e. pallidirostris beschrieben (Bäsecke 1956; Huhtala et al. 1977).
Vergleicht man die mögliche Anzahl von Nachkommen, dürfte diese im Süden des Verbreitungsgebietes trotz der niedrigeren mittleren Gelegestärken insgesamt höher sein als bei den nördlichen Rassen. Wenn ich bei L. e. elegans von zwei erfolgreichen Bruten ausgehe, errechnet sich aus den mittleren Gelegestärken früher und später Bruten eine mögliche Nachkommenzahl von 9,58. Erfolgreiche frühe Bruten z. B. bei der nördlichen Rasse L. e. melanopterus würden, entsprechend dem Mittelwert der Gelegestärken früher Bruten (Huhtala et al. 1977), durchschnittlich eine Nachkommenzahl von 7,13 hervorbringen.
Der mögliche Bruterfolg dürfte weit über dem tatsächlichen liegen, wenn man die große Anzahl der Nestverluste berücksichtigt, die bei L. e. meridionalis 67 bzw. 73% aller Gelege betrug. Der vergleichsweise

niedere Wert bei L. e. elegans könnte darauf zurückzuführen sein, daß in einer Kulturlandschaft, wie sie in der Olivenplantage Maknassy gegeben war, die Lebensräume von in Frage kommenden Nesträubern (Kleinsäuger, Schlangen) extrem eingeengt sind.
Brutverluste bis zum Flüggewerden sind für andere Raubwürgerrassen mit 43,5% (L. e. excubitor, Ullrich 1971) und 72% (L. e. pallidirostris, Panow 1983) angegeben. Vergleichbare hohe Werte sind vor allem in naturnahen Biotopen keine Ausnahme. Die Brutverluste bei Turdus merula und Aegithalos caudatus liegen mit 86% sogar noch deutlich höher (Lack, D. und E. 1958; Snow 1958). Hohe Brutverluste sind insgesamt ein Charakteristikum von Freibrütern im Vergleich zu Höhlenbrütern (Glutz 1964).
Die hohen Brutverluste verdeutlichen das Risiko der Weibchen beim Brüten und Hudern. Es konnte zwar nie nachgewiesen werden, daß ein Weibchen Opfer eines Nesträubers geworden war, aber zweimal machte Kleingefieder in unmittelbarer Nestnähe wahrscheinlich, daß eine akute Gefährdung des Weibchens bestanden hatte. Bei Enten und Teichhühnern haben die Weibchen eine höhere Sterberate als die Männchen. Der hauptsächliche Verhaltensunterschied zwischen den Geschlechtern ist der, daß das Weibchen allein brütet (Lack 1954). Die Sterberate vorjähriger Stare (Sturnus vulgaris) nach dem 1. August liegt für Weibchen bei 70%, für Männchen bei 39%. Es brüten im ersten Lebensjahr nur die Weibchen (Coulson 1960). Eine insgesamt höhere Sterberate im Sommer als im Winter besteht bei der Amsel (Turdus merula),(Snow 1958), und beim Haussperling (Passer domesticus), (Summer-Smith 1963). Die obigen Daten und Vergleiche stützen den bereits beim Altersvergleich brütender Individuen aufgekommenen Verdacht einer höheren Sterberate der Weibchen als Folge eines erhöhten Risikos beim Brüten.
Die Versorgung der Jungvögel wird bei L. e. elegans und L. e. meridionalis nicht von beiden Elternteilen gleichgewichtig übernommen, verlangt aber Männchen und Weibchen hohe Investitionskosten ab. Dies wurde auch für andere Rassen beschrieben (Panow 1983; Ullrich 1971) und ist insgesamt typisch für Vögel mit monogamer Paarbindung (Trivers 1972; Wilson 1975).
Besonderes Interesse verdient zuletzt noch die Auflösung der Paarbindung. Bei L. e. elegans und L. e. meridionalis könnte der Mauserbeginn der Weibchen ein Zeichen ihrer früher erlöschenden Brutstimmung sein. Ansonsten scheinen in der Ordnung Passeres regelmäßig beide Geschlechter gleichzeitig mit der Flügelmauser zu beginnen (Stresemann 1966). Zwei Ausnahmen betreffen Langstreckenzieher, den Trauerschnäpper (Ficedula hypoleuca), (Creutz 1955), und den japanischen Paradiesschnäpper (Terpsiphone atrocaudata), (Jahn 1939). Hier setzt das Männchen früher mit der Mauser ein als das Weibchen. Gleichzeitig verändern die Männchen ihr Verhalten zur Brut auffallend, beteiligen sich immer weniger am Füttern und verlassen schließlich die Brut ganz.
Gänzlich verschieden von den Verhältnissen bei L. e. elegans und L. e. meridionalis trennen sich die Paarpartner beim mitteleuropäischen Raubwürger L. e. excubitor. Zunächst werden die Jungvögel im Alter von 26 bis 32 Tagen in zwei Jugendgruppen aufgeteilt, die je von einem Altvogel geführt werden. Einer der Altvögel verläßt dann mit seinen Jungvögeln das Brutrevier. Dies war in drei Fällen nachgewiesenermaßen das Männchen (Schön 1978). Nähere Umstände bei der Auflösung der Paarbindung anderer Raubwürgerrassen sind nicht bekannt.

5. Schlußfolgerungen

5.1. Zum Sexualdimorphismus

Alle untersuchten Rassen des Raubwürgers sind monogam saisonehig. Die Paarbildung findet alljährlich zwischen einander fremden Individuen statt.

Im spanischen Beobachtungsgebiet war aufgefallen, daß die in den Revieren der Männchen eintreffenden Weibchen unmittelbar von den Männchen als solche erkannt wurden. Diesem Umstand möchte ich durch den Begriff 'Verhaltensweibchen' Rechnung tragen. Vergleichbare Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen bestanden auch bei L. e. elegans. Bei beiden Rassen treten gleich beim ersten zwischengeschlechtlichen Kontakt Paarfütterungen auf. Bei L. e. excubitor zieht sich die Phase des wechselseitigen Abtastens über einen viel längeren Zeitraum hin. Balzfütterungen treten beispielsweise frühestens einen Monat nach den ersten Gruppentreffen auf (Dorka und Ullrich 1975; Schön 1978). Auch bleibt hier, wie bei allen anderen untersuchten nördlichen Rassen, der Aggressivitätspegel zwischen den Geschlechtern hoch und wird nur zwischen Paarpartnern abgebaut (nicht generell zwischen Männchen und Weibchen wie beispielsweise bei L. e. meridionalis). Der Umstand der größeren Verhaltensgleichheit zwischen Männchen und Weibchen könnte möglicherweise ein Faktor sein, der die Anpaarungsphase derart in die Länge gezogen hat, daß Strukturen selektiv vorteilhaft sein könnten, die morphologisches Erkennen des anderen Geschlechts ermöglichen. In diesem Sinne wäre der Sexualdimorphismus nicht als Anpassung an eine zeitlich verkürzte Anpaarungszeit zu verstehen, wie in der Einleitung hypothetisch angenommen wurde (Entwicklung von der Dauerehigkeit zur Saisonehigkeit), sondern als Anpassung an eine verlängerte Anpaarungsphase (Entwicklung von ausgeprägtem Verhaltensdimorphismus der Geschlechter zu größerer Verhaltensübereinstimmung). Der Selektionsvorteil dieser Anpassung wäre aber, die verlängerte Anpaarungsphase zu verkürzen.

Ausgeprägter Sexualdimorphismus wurde bei monogamen Arten häufig als Anpassung an eine kurze Anpaarungsphase gesehen. Extreme stellen dabei zum Beispiel Langstreckenzieher dar oder Arten mit zeitlich unvorhersagbaren Brutperioden (Hamilton and Barth 1962; Moreau 1960). Die dort beschriebenen geschlechtsspezifischen Unterschiede sind zwar qualitativ nicht mit dem Sexualdimorphismus der nördlichen Rassengruppe zu vergleichen, aber der allen Entwicklungen zugrundeliegende Selektionsdruck könnte richtungsmäßig der gleiche sein.

Die ausgeprägtere Übereinstimmung im Verhalten von Männchen und Weibchen könnte bei den nördlichen Rassen ihrerseits ökologisch begründet sein. Bei Erweiterung des Verbreitungsgebietes nach Norden mußten aus nahrungsökologischen Gründen die Reviere immer größer werden. Ab einer gewissen Fläche kann ein Revier möglicherweise ökonomisch nicht mehr von einem einzelnen Vogel verteidigt werden. Aggressive Revierverteidigung des Brutreviers tritt nun auch bei den Weibchen auf und bedingt ihrerseits eine ausgeprägtere Verhaltensübereinstimmung zwischen Männchen und Weibchen. Auch in diesem Erklärungsmodell beeinflußt also die nahrungsökologische Situation über Faktoren der Reviergröße das Verhalten der Geschlechter zueinander und letztlich die Entwicklung des Sexualdimorphismus.

5.2. Zur südlichen Rassengruppe

Den Ergebnissen der morphologischen Untersuchung nach waren alle überprüften Unterarten der südlichen Raubwürgergruppe in die Kategorie der Rassen ohne Sexualdimorphismus gefallen. Exemplarisch wurde danach das Verhalten zweier Rassen näher betrachtet, vor allem um Aufschluß über Fragen des Paarzusammenhaltes der südlichen Rassengruppe zu gewinnen. L. e. elegans und L. e. meridionalis stimmten in den wesentlichen Punkten überein. Beide Rassen sind monogam. Männchen und Weibchen leben außerhalb der Brutperiode in Einzelrevieren. Diese sind bei den Männchen mit den Brutrevieren identisch, die die Weibchen ihrerseits nach der Brutperiode verlassen. Die beobachteten Verhältnisse könnten durch folgende Umstände erklärt werden:
Bei beiden Rassen besteht im Beobachtungsgebiet hohe Siedlungsdichte, die möglicherweise Druck auf die Brutreviere wiederspiegelt. Bei Mangel an Brutrevieren wäre zu erwarten, daß ihre Fläche im Mittel gerade groß genug ist, um den Nahrungsbedarf einer Familie zu decken. Offensichtlich kann entsprechender Flächenbedarf bei beiden Rassen ausreichend von einem Vogel verteidigt werden. Da das Weibchen die bessere physiologische Voraussetzung für das Brüten und Hudern besitzt (nur sie bildet einen Brutfleck aus), ist leicht einzusehen, warum die Verteidigung des Reviers vom Männchen übernommen wird. Wenn nun der Flächenbedarf während der Wintermonate im Mittel nicht den Nahrungsbedarf zweier Vögel decken kann, muß die Revieraufteilung nach der Brutperiode neu geregelt werden. Die gemeinsame Verteidigung eines größeren Reviers kann aus energetischen Gründen ungünstiger sein als die Verteidiung von Einzelrevieren (Horn 1968; Smith 1968). Zur Frage, wer im Brutrevier bleibt, müssen das 'Abwandern' und 'Bleiben' gegeneinander abgewogen werden. Je nach Beschaffenheit und Verfügbarkeit von Winterrevieren kann das 'Abwandern' kosten- und risikoärmer sein als das Bleiben in einem vertrauten Gebiet; beispielsweise wenn letzteres mit erhöhtem Verteidigungsaufwand verbunden ist. In Abhängigkeit von dem Ergebnis einer derartigen Kostenanalyse kann das Bleiben der Männchen bei den südlichen Rassen auf zwei Weisen interpretiert werden. Ihre aggressive Prädisposition erlaubt ihnen den vorteilhafteren Verbleib im vertrauten Brutrevier. Oder aber: anderweitige Gründe verkehren den kurzfristigen Nachteil des Bleibens langfristig in einen Selektionsvorteil. Für die zweite Version spricht das vermutete zahlenmäßige Übergewicht der Männchen. Ihr Bleiben wäre dann Ausdruck ihrer Konkurrenz um Weibchen. Ein verlassenes Brutrevier könnte schwer wieder zu erobern sein und allein der Besitz eines Brutreviers eröffnet den Männchen Fortpflanzungschancen. Für diese Interpretation spricht auch, daß das Abwandern der Weibchen nicht mit Auseinandersetzungen verbunden ist. Es ist möglicherweise physiologisch durch früheren Beginn der Mauser vorprogrammiert.
Die bei L. e. elegans und L. e. meridionalis beobachteten Verhältnisse könnten ebenfalls charakteristisch sein für andere Rassen der südlichen Rassengruppe. Ein Vergleich ist allerdings nur mit L. e. pallidirostris möglich (Panow 1983) und auch hier nur bedingt; es fehlen Beringungsdaten, die Aufschluß über geschlechtsspezifische Unterschiede in der Bindung ans Brutrevier geben könnten. Außerdem ist diese Rasse deshalb 'untypisch' für die südliche Rassengruppe, weil sie nur im Süden ihres Verbreitungsgebietes Standvogel ist und auch hier nur zu 30 Prozent. Verhaltenseigentümlichkeiten, zum Beispiel das aggressive Engagement der Weibchen bei der Festlegung der

Brutreviergrenzen, könnten deshalb auch als Sonderanpassungen interpretiert werden. Immerhin entspricht die Situation bei der Paarbildung ingesamt der bei L. e. elegans und L. e. meridionalis. Bei den ziehenden Populationen kommen die Männchen im Mittel vor den Weibchen an und belegen vorläufige Reviere, so daß auch hier die später ankommenden Weibchen in die Reviere der Männchen kommen.

5.3. Zur nördlichen Rassengruppe
Kenntnisse zum Verhalten der nördlichen Rassengruppe betreffen größtenteils L. e. excubitor (Schön 1978; Ullrich 1971). Verhaltensdaten von anderen Rassen sind nur vereinzelt bekannt (Cade 1962 und 1967; Dementiev 1954; Miller 1931). Auch alle untersuchten Rassen der nördlichen Rassengruppe sind monogam; auch hier halten sich die Geschlechter den Winter über in Einzelrevieren auf. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei L. e. elegans und L. e. meridionalis (möglicherweise zu denen der südlichen Rassengruppe überhaupt?) bleibt zumindest bei einem Vertreter der nördlichen Rassengruppe nicht das Männchen regelmäßig im Brutrevier, sondern (auch?) das Weibchen (Dorka und Ullrich 1975; Schön 1978). Zeichen für stärkere Bindung des Weibchens ans Brutrevier könnte bei einer zweiten Rasse der nördlichen Raubwürgergruppe, L. e. sibiricus, der Umstand sein, daß die Weibchen weniger weit ziehen als die Männchen (Dementiev 1954). Eine Kostenabwägung des 'Abwanderns' und 'Bleibens' könnte bei den nördlichen Rassen mit Standvogelcharakter zu einem anderen Ergebnis führen als bei L. e. elegans und L. e. meridionalis. Bei L. e. excubitor liegen die Brutreviere viel weiter auseinander und vergleichbarer Druck wie bei den südlichen Rassen scheint nicht zu bestehen. Der ganzjährige Verbleib im Brutrevier könnte hier tatsächlich mit allen Vorteilen des bekannten Reviers verbunden sein, ohne daß deshalb erhöhte Verteidigungskosten in Kauf genommen werden müssen.
Da bei allen nördlichen Rassen die Weibchen gleichermaßen wie die Männchen auch während der Brutperiode das Revier verteidigen, könnte einmal geschlossen werden, daß ihnen ihre Aggressivität den Verbleib im Brutrevier erlaubt. Dann müßte aber zumindest bei regelmäßig im Brutrevier bleibenden Weibchen weiter gefolgert werden, daß ihre Aggressivität größer ist als die der Männchen.
Eine andere Überlegung geht davon aus, daß auch bei den nördlichen Rassen, bedingt durch ein höheres Risiko der Weibchen während der Brutperiode, ein zahlenmäßiges Ungleichgewicht zwischen den Geschlechtern besteht. Der Fortpflanzungserfolg der Männchen ist deshalb auch abhängig von der Anzahl der Weibchen. Gegebenenfalls könnte dadurch ein Männchenverhalten langfristig einen Selektionsvorteil bringen, das das Gesamtrisiko der Weibchen vermindert (in diesem Fall das kostenreichere Abwandern), auch wenn es kurzfristig einen eigenen Nachteil beinhaltet.

5.4. Zur Entwicklungsgeschichte der Raubwürgerrassen
Überlegungen zur Entwicklungsgeschichte sind vor allem deshalb schwierig, weil morphologische Merkmale, und in stärkerem Umfang Verhaltensmerkmale bei den einzelnen Raubwürgerrassen in ganz unterschiedlichem Umfang bekannt sind. Den folgenden Ausführungen liegt also die Hypothese zugrunde, daß innerhalb der Rassengruppen insgesamt Merkmalsübereinstimmungen bestehen und daß deshalb Verallgemeinerungen zulässig sind.

Um die Problematik der Einleitung noch einmal aufzugreifen: über die Trennung zweier Entwicklungslinien beim Raubwürger liegt grundsätzlich Übereinstimmung vor; fraglich ist die Zuordnung des spanischen Raubwürgers zur südlichen oder nördlichen Abstammungsreihe.
Den Ergebnissen dieser Untersuchung nach entsprechen die Eigenheiten von L. e. meridionalis denen anderer untersuchter Rassen der südlichen Rassengruppe. Aussagen ber Verwandtschaftsbeziehungen sind aber nur zulässig, wenn Hinweise auf die Entwicklung der für die Einteilung benützten Merkmale vorliegen.
Die Überlegungen zur Bedeutung des unterschiedlich ausgeprägten Sexualdimorphismus haben für dieses Merkmal bereits ein phylogenetisches Erklärungsmodell vorweggenommen. Es wurde die Hypothese aufgestellt, daß er - im Sinne einer Anpassung - die Kompensation einer zeitlich verlängerten Anpaarungsphase darstellt. Unter der Annahme, daß tatsächlich alle nördlichen Rassen einen Sexualdimorphismus der Schwanzfedern aufweisen, der mit einer größeren Verhaltensübereinstimmung der Geschlechter und einer komplexeren Anpaarung einhergeht, würde dieses Merkmal die engere Verwandtschaft der nördlichen Rassengruppe bestätigen. Voraussetzung ist ebenfalls, daß alle genannten Eigenarten von einem gemeinsamen Vorfahren übernommen wurden.
Das Merkmal 'kein Sexualdimorphismus' sagt in diesem Erklärungsmodell nichts über die Verwandtschaft der Merkmalsträger aus.
Für eine phylogenetische Diskussion könnte außerdem der geschlechtsspezifische Unterschied in der Bindung ans Brutrevier herangezogen werden. Falls sich tatsächlich bei den nördlichen Rassen herausstellt, daß die Weibchen stärkere Bindung ans Brutrevier haben als die Männchen, wäre dies ein bemerkenswerter Unterschied nicht nur zu den Verhältnissen bei der südlichen Rassengruppe. Es würde eine Umkehrung der ansonsten für die palaearktischen Würger bekannten Verhältnisse darstellen, bei denen durchweg eine stärkere Ortstreue der Männchen belegt werden konnte, oder zumindest gezeigt werden konnte, daß die Männchen vor den Weibchen im Brutrevier ankommen und Reviere belegen (Durango 1956; Ecke 1936; Jakober 1974; Panow 1983; Ullrich 1971).
Auch dieser Verhaltensunterschied wurde mit ökologischen Faktoren in Verbindung gebracht, wie der viel geringeren Revierdichte im Norden oder, alternativ, der durch die Vergrößerung der Revierfläche erklärten ausgeprägten Aggressivität der Weibchen. Möglicherweise ist auch dieses Merkmal eine gemeinsame Anpassung der nördlichen Rassen.
Wenn dies so wäre, müßte, was die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gattung Lanius anbelangt, ein besonderes Augenmerk auf die Beziehungen zwischen der nördlichen Rassengruppe und Lanius ludovicianus geworfen werden; denn auch bei dieser Art vermutete Miller (1931) stärkere Bindung der Weibchen ans Brutrevier. Er konnte dies auch in einem Fall nachweisen. Außerdem beschrieb er auch für diese Art geschlechtsspezifische Unterschiede im prozentualen Schwarzanteil der Steuerfedern, die denen der untersuchten Rassen der nördlichen Rassengruppe entsprechen. Wenn es sich bei beiden Merkmalen tatsächlich um ererbte Anpassungen handelt, muß die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, daß Lanius ludovicianus enger mit der nördlichen Rassengruppe verwandt ist, als die mit dieser in einer Species zusammengefaßte südliche Rassengruppe.
Bei dem von Eck (1973) benutzten Einteilungskriterium des spitzen und runden Flügels, wäre es ebenfalls interessant zu wissen, welcher

Lesrichtung wir bei einer Bewertung dieses Merkmals folgen könnten. Sind beide Flügelproportionen unter dem entsprechenden Selektionsdruck beliebig ineinander überführbar? Die Ausführungen Stegmanns (1962) legen aus anatomischen Gesichtspunkten nahe, daß der spitze Flügel eher das abgeleitete Merkmal sein könnte. Ein Erklärungsmodell, warum beim Raubwürger die südlicheren Standvogelrassen den spitzeren, an schnelleren Flug angepaßten Flügel entwickelt haben könnten, existiert allerdings nicht. Daß dies in der Regel umgekehrt ist, zeigen die Arbeiten von Stegmann (1929 und 1940), Rensch (1938) und Kipp (1942 und 1970).
Zusammenfassend ist zu sagen, daß über die Verwandtschaftsbeziehungen der Lanius excubitor-Unterarten noch in vielen Punkten Unklarheit herrscht. Was die Stellung des spanischen Raubwürgers anbelangt, konnte weder eine engere Verbindung zu den nördlichen, noch zu den südlichen Rassen begründet werden. Seine Isolation dürfte aber in jedem Fall zeitlich vor der Differenzierung der Rassen der jeweiligen Rassengruppe liegen. Daraus folgt für die nördliche und südliche Rassengruppe, daß ihre Trennung noch einen Schritt weiter zurückliegen muß.

6. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit zeigt unterschiedliche Merkmalsausprägungen verschiedener Raubwürgerrassen auf und zwar aus dem morphologischen und aus dem ethologischen Bereich.
Erster Untersuchungsparameter ist das schwarz-weiße Muster des Raubwürgerschwanzes (3.1.). Bälge von zehn Raubwürgerrassen wurden auf Sexualdimorphismus in diesem Bereich hin untersucht.
Bei vier Unterarten, die zur sogenannten nördlichen Rassengruppe gehören (L. e. excubitor, homeyeri, invictus und borealis) haben die Weibchen signifikant mehr Schwarz auf den äußersten Steuerfedern als die Männchen. Ein vergleichbarer Unterschied besteht bei den sechs untersuchten Rassen der südlichen Rassengruppe (L. e. meridionalis, algeriensis, koenigi, elegans, aucheri und buryi) nicht (3.2.). Die am Balgmaterial nur statistisch feststellbare Unterscheidung der Geschlechter bei den Rassen der nördlichen Rassengruppe ist nach dem bisher vorliegenden, noch spärlichen Material der Rasse L. e. excubitor, bei realen Paaren immer gegeben (3.3.3.).
Verhaltensbeobachtungen an zwei Rassen der südlichen Gruppe (L. e. elegans und meridionalis) sollten Aufschluß vor allem über Fragen der Paarbindung geben. Beide Unterarten erwiesen sich als monogam saisonehig (4.3.). Die Männchen bleiben nach der Brutperiode in den Brutrevieren, die die Weibchen verlassen. Die zur folgenden Anpaarungsphase zurückkehrenden Weibchen waren nicht mit denen des Vorjahres identisch (4.1.1.). Während der Anpaarungsphase können Weibchen mehrere Reviere aufsuchen (4.2.2.). Revierwechselverhalten von Weibchen wurde aber auch in der Brutperiode beobachtet (4.3.1.); dies und die in diesem Zeitraum registrierten zwischengeschlechtlichen Kontakte von nicht miteinander verpaarten Individuen deuten darauf hin, daß die Paarbindung insgesamt sehr locker ist (4.3.; 4.3.2.).
Weitere Daten betreffen geschlechtsspezifische Unterschiede im Verteidigungsverhalten (4.1.1.) und in der Versorgung der Brut (4.4.3.), sowie den Beginn und die Dauer der Brutperiode, Gelegestärken und Brutverluste (4.4.).
Die Verhaltenseigenheiten der beiden untersuchten Rassen wer-

den hypothetisch als Charakteristika der gesamten südlichen Raubwürgergruppe diskutiert und Verhaltensweisen von L. e. excubitor und anderen Rassen der nördlichen Rassengruppe gegenübergestellt (5.2.; 5.3.). Dadurch ergeben sich Hinweise auf die Entwicklungsgeschichte der Raubwürgerrassen (5.4.) und auf die mögliche Bedeutung des unterschiedlich ausgeprägten Sexualdimorphismus der nördlichen und südlichen Rassengruppe (5.1.).

Literaturverzeichnis:

Amstrong, E.A. (1955) "The Wren"
Collins (London)

Andrew, R.J. (1961) "The displays given by Passerines in courtship and reproductive fighting: a review"
Ibis 103a, 315-348, 549-579

Askew, R.R. (1968) "Considerations on speciation in Chalcidoidea (Hymenoptera)"
Evolution 22 (3), 642-645

Bäsecke, K. (1941) "Vom Raubwürger (Lanius excubitor)"
Vogelwelt 66, 155-156

Ders. (1956) "Unterschiede im Verhalten des Raubwürgers in zwei niedersächsischen Landschaftsformen"
Vogelwelt 77, 50-54

Bergstrom, E.A. (1957) "Winter territorialism of Grey Shrikes (Lanius excubitor)"
Bird Banding 28, 160

Berndt, R. (1933) "Gegenseitiges Füttern überwinternder Seidenschwänze (Bombycilla g. garrulus)
Beitr. z. Fortpfl.-biol. d. Vögel 9, 138

Blume, D. (1957) "Beobachtungen am Raubwürger (Lanius excubitor)"
Vogelring 26, 11-16

Blumer, M.G. (1973) "Inbreeding in the great tit"
Heredity 30, 313-325

Bock, W.J. und Wahlert, G.v. (1965) "Adaptation and the form-function complex"
Evolution 19, 269-299

Bohac, D.(1964) "Die Nahrung des Raubwürgers (Lanius excubitor L.) aufgrund der Analyse von Gewöllen und Rupfungen"
Zool. listy 13 (2), 107-110

Boyd, A.W. (1957) "Return of Great Grey Shrike to winter territory"
Brit. Birds 50, 271-272

Brehm, Ch.L. (1854) "Der grosse Würger (Lanius excubitor hin.) und einige seiner Verwandten"
J. f. Orn. 11, 143-148

Brown, J.L. (1964) "The evolution of diversity in avian territorial systems"
Wilson Bull. 76, 160-169

Burckhardt, D. (1948) "Zur Brutbiologie der Beutelmeise, Remiz pendulinus (L)"
Orn. Beob. 45, 7-31

Burstert, B. (1897) "Einige Beobachtungen über das Leben und die Nistweise des großen grauen Würgers (Lanius excubitor)"
Ornithologische Monatszeitschrift des Deutschen Vereins zum Schutze der Vogelwelt 22, 239-242

Cade, T.J. (1962) "Wing movements, hunting and displays of the Northern Shrike"
Wilson Bull. 74, 386-408

Ders. (1967) "Ecological and behavioral aspects of predation by the Northern Shrike"
The Living Bird 6, 43-86

Clobes, D. (1936) "Rauchschwalbenberingung"
Vogelring 8 (1), 23-24

Conrads, K. (1968) "Zur Ökologie des Ortolans (Emberiza hortulana) am Rande der Westfälischen Bucht"
Vogelwelt Beiheft 2, 7-21

Coulson, J.C. (1960) "A study of the mortelity of the Starling based on ringing recoveries"
J.Anim. Ecol. 29, 251-271

Creutz, G. (1955) "Der Trauerschnäpper (Muscicapa hypoleuca)"
J.f. Orn. 96, 241-326

Crook, J.H. (1964) "The evolution of social organisation and visual communication in the weaver birds (Ploceinae)"
Behaviour Suppl. 10, 1-178

Crouch, J.E. (1936) "Nesting Habits of the Cedar Waxwing (Bombycilla cedrorum)
Auk 53, 1-8

Curio, E. (1961) "Zur geographischen Variation von Verhaltensweisen"
Vogelwelt 82, 33-48

Darwin, Ch. (1871) "The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex"
John Marray (London)

Davis, D.E. (1937) "A cycle in northern shrike emigrations" Auk 54, 43-49

Ders. (1960) "Recent emigrations of Northern Shrikes" Auk 77, 347-348

Dementiev, G.P.,and Gladkov,N.A. (1954) "Birds of the Soviet Union" Bd. VI, 1968, (Jerusalem)

Dixon, W.J. and Massey,F.J. jr. (1957) "Introduction to Statistical Analysis" McGraw-Hill Book Company, 2. Aufl., Inc. (New York, Toronto, London)

Dohmann, M. (1977) "Beitrag zur Ökologie des Raubwürgers Lanius excubitor" Wiss. Zulassungsarbeit Univ. Tübingen, Fachbereich Biologie, Nr. 120

Dorka, V. und Ullrich, B. (1975) "Haben die Rassen des Raubwürgers Lanius e. excubitor und Lanius excubitor meridionalis unterschiedliche Paarbindungsmodi?" Anz. orn. Ges. Bayern 14, 115-140

Durango, S. (1956) "Territory in the Red-backed Shrike" Ibis 98, 476-484

Eck, S. (1973) "Intraspezifische Ausformungen im Flügel- und Schwanzbau bei Würger-Formenkreisen der Gattung Lanius" Zool. Abh. Mus. Tierk.(Dresden) 32 (7), 75-119

Ecke, H.G. (1936) "Die Ringfunde deutscher Rotrückenwürger (Lanius collurio)" Vogelzug 7, 123-135

Emlen, S.T. and Oring, L.W. (1977) "Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems" Science 197, 215-223

Erlanger, Freiherr V.C. (1899) "Beiträge zur Avifauna von Tunesien" J. f. Orn. 1899, 497-502

Feindt, P. (1955) "Ein Beitrag zur Biologie des Raubwürgers" Beitr. z. Naturkde. Niedersachsens 8, 109-114

Fisher, R.A. (1958) "The Genetical Theory of Natural Selection (2nd. edition)" (New York, Dover)

Glück, E. (1980) "Verhaltens-Ökologie des Stieglitzes (Carduelis carduelis L.) während der Brutzeit" Diss. der Fak. Biologie d. Eberhard-

Karls-Universität Tübingen

Glutz, U.N. (1962) "Die Brutvögel der Schweiz"
Verl. Aargauer Tagblatt (Aargau)

Görnitz, K. (1923) "Über die Wirkung klimatischer Faktoren auf die Pigmentfarben der Vogelfedern"
J. f. Orn. 71, 456-511

Greenwood, P.J., Harvey, P.H. and Perrins C.M. (1978) "Inbreeding and dispersal in the Great Tit"
Nature 271, 52-54

Groebbels, F. (1937) "Der Vogel"
Borntraeger (Berlin)

Grönlund,S., Itämies, I. and Mikkola W. (1970) "On the food and feeding habits of the Great Grey Shrike Lanius excubitor in Finland"
Ornis Fennica 47, 167-171

Gwinner, E. und Saint-Paul, U. v.(1967) "Raubwürger (Lanius excubitor) und Rotkopfwürger (Lanius senator) entstacheln Hymenopteren"
Vogelwelt 88, 59

Haartmann, L. v. (1952) "Über ungepaarte Männchen in Grenzpopulationen der Kleinvögel"
Acta Soc. Faun Flor. fenn. 69, 1-28

ders. (1955) "Clutchsize in polygynous species"
Proc. Int. Orn. Cong. II, 450-453

ders. (1969) "The Nesting Habits of Finnish Birds I"
Passeriformes Vol. 32

Haensel, J. und Heuer, B. (1970) "Beitrag zur Winterernährung des Raubwürgers, Lanius excubitor L., im Bezirk Frankfurt (Oder) I"
Beiträge zur Vogelkunde 15 (2/3), 89-104

Dies. (1974) "Beitrag zur Winterernährung des Raubwürgers, Lanius excubitor L., im Bezirk Frankfurt (Oder) II"
Beiträge zur Vogelkunde 20 (1/2), 114-131

Hamilton, T.H. and Barth jr., R.H. (1962) "The biological signification of season change in male plumage appearance in some New World migratory bird species"
American Naturalist 96 (888), 129-144

Hamilton, W.D. (1964) "The genetical evolution of social behaviour"

J. theor. Biol. 7, 1-52

Hantge, E. (1957) "Über die Brutbiologie des Schwarzstirnwürgers (Lanius minor)" Vogelwelt 78, 137-147

Hartert, E. (1910) "Die Vögel der Paläarktischen Fauna" Bd. 1 (Berlin)

Heidig, H. (1938) "Beobachtungen am Nest des Raubwürgers im Holmoor bei Hasloh" Dtsch. Vogelwelt 63, 135-138

Heinroth, O. (1910) "Beiträge zur Biologie namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden" V. Int. Orn. Kongress, 589-702

Heinroth, M. u. O.(1926) "Die Vögel Mitteleuropas" (Berlin)

Hennig, W. (1950) "Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik" Deutscher Zentralverlag (Berlin)

Ders. (1966) "Phylogenetic systematics" Urbana ,Univ. Illinois Press

Hesse, R. (1923) "Die Bedeutung der Tagesdauer für die Vögel" Sitzungsber. Naturh. Verein der preussischen Rheinlande und Westfalen für 1920-22, 13-17

Hofmann, F. (1968) "Zur Verbreitung und Ernährungsbiologie des Raubwürgers" Falke 15, 283

Homeyer,E.F. v. (1880) "Die europäischen grossen Würger" J. f. Orn. 148-152

Horn, H.S. (1968) "The adaptive signification of colonial nesting in the Brewer's Blackbird Euphagus cyanocephalus" Ecology 49, 682-694

Howard, E. (1920) "Territory in Bird Life" John Murray publ.

Huhtala, K., Itämies, J. und Mikkola, K. (1977) "Beitrag zur Brutbiologie und Ernährung des Raubwürgers (Lanius excubitor) in Österbotten, Finnland" Beitr. Vogelkd. (Leipzig) 23(3), 129-146

Jahn H. (1939) "Zur Biologie des japanischen Paradies-fliegenschnäppers Terpsiphone a. atro-caudata (Eyton)" J. f. Orn 87, 216-223

Jakober, H.W. (1974) "Untersuchungen über das Revierverhalten und den Aktionsraum des Neuntöters (Lanius collurio) Wiss. Zulassungsarbeit Univ. Tübingen, Fachbereich Biologie, Nr. 4

Jany, E. (1948) "L'Influence de l'humidite du climat sur la coloration du plumage chez les pies-grieches grises de l'afrique du nord" L'oiseau et la revue francaise d'ornitho-logie XVIII, 117-132. L'oiseau et R.F.O. XVIII

Kalela, O. (1958) "Über außerbrutzeitliches Territorial-verhalten bei Vögeln" Ann. acad. scient. Fenn 42, 5-42

Kendeigh, S.C. (1941) "Length of day and energy requirements for gonad development and egg-laying in birds" Ecology 22, 237-248

Ders. (1941) "Territorial and mating behaviour of the House Wren" Illinois Biol. Monogr. 18, 1-120

Kipp, F.A. (1942) "Über Flügelbau und Wanderzug der Vögel" Biol. Zbl. 62, 289-299

Ders. (1970) "Die evolutive Änderung der Flügel- und Schwanzform bei Vögeln in Abhängigkeit von den ontogentischen Wachstumsvorgängen" Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 8, 52-68

Klomp, H. (1970) "The determination of clutch-size in birds. A review" Ardea 58, 1-124

Krambrich, A. (1940) "Vom Raubwürger und vom Wiedehopf" Beitr. Fortpfl. Biol. Vö. 16, 104-105

Krebs, J.R. and Davies, N.D. (1978) "Behavioural Ecology" Blackwell Scientific Publications

Lack, D. (1940) "Courtship feeding in birds" Auk 57, 169-178

Ders. (1947)	"The significance of clutch-size" Ibis 89, 302-352
Ders. (1948)	"The significance of clutch-size" Ibis 90, 23-45
Ders. (1954)	"The natural regulation of animal numbers" Clarendon Press (Oxford)
Ders. (1966)	"Population studies in birds" (London)
Ders. (1968)	"Ecological adaptations for breeding in birds" Methuen (London)
Lack, D. and E. (1958)	"The nesting of the Long-tailed Tit" Bird Study 5, 1-19
Lefranc, N. (1977)	"Contribution a l'ecologie de quatre especes de pies-grieches de l'Europe occidentale" These de l'Universite de Nancy (Mention sciences)
Leivo, O. (1942)	"Über die Ernährung eines überwinternden Raubwürgers (Lanius e. excubitor L.)" Orn. Fenn. 19, 65-73
Löhrl, H. (1949)	"Polygynie, Sprengung der Ehegemeinschaft und Adoption beim Halsbandfliegenschnäpper (Muscicapa a. albicollis)" Vogelwarte 2, 94-100
Ders. (1962)	"Zur Ernährung nestjunger Raubwürger" J. Orn. 103, 492-493
Lorenz, K. (1935)	"Der Kumpan in der Umwelt des Vogels" J. f. Orn. 83, 289-413
Lorenz, K. und Saint-Paul, U. v. (1968)	"Die Entwicklung des Spießens und Klemmens bei den drei Würgerarten Lanius collurio, Lanius senator und Lanius excubitor" J. f. Orn. 109, 137-156
Mayer-Gross, H. and Perrins, C.M. (1962)	"Blackbirds rearing five broods in one season" Brit. Birds 55, 189-190
Maynard Smith, J. (1974)	"The theory of games and the evolution of animal conflicts" J. theor. Biol. 47, 209-221

Ders. (1976)	"Evolution and the theory of games" Amer. Sci. 64, 41-45
Mayr, E. (1939)	"The sex ratio in wild birds" The American Naturalist 745, 156-179
Ders. (1963)	"Animal species and evolution" Cambridge Mass. Belknap Press of Harvard University Press
Meinertzhagen, R. (1953)	"A new geographical race of Shrike, Lanius excubitor Linnaeus" Bulletin of the British Ornithologist's Club 73 (7), 72
Mester, H. (1965)	"Feeding habits of the great grey shrike in winter" Brit. Birds 58, 375-383
Miller, A.H. (1931)	"Systematic Revision and Natural History of the American Shrikes (Lanius)" University of California Press. (Berkeley, California)
Moreau, R.E. (1944)	"Clutch-size: A comparative study, with special reference to African birds" Ibis 80, 286-347
Ders. (1960)	"Conspectus and classification of the Ploceine weaverbirds" Ibis 102 (2), 298--321; Ibis 102 (3), 443-471
Naumann, F.J. (1905)	"Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas" (Jena)
Newton, I. (1967)	"The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches" Ibis 109, 33-98
Ders. (1972)	"Finches" Collins (London)
Nice, M. M. (1937)	"Studies in the Life History of the Song Sparrow. Vol I." Transactions of the Linnaean Society of New York, Vol. IV
Dies. (1941)	"The role of territory in bird life" Amer. Midl. Nat. 26, 441-487
Dies. (1943)	"Studies in the Life History of the Song Sparrow. Vol. II." Transactions of the Linnaean Society of New York, Vol. VI.

Nisbet, J.C.T. (1973)	"Courtship-feeding, egg-size and breeding success in Common terns" Nature 241, 141-142
Noble, G.K. (1939)	"The role of dominance in the social life of birds" Auk 56, 263-273
Ochs, H. (1895)	"Beobachtungen über den Raubwürger (Lanius excubitor L.) bei Kassel" Orn. Monatsschr. 20, 163-165
Oeser, R. (1974)	"Ein Ernährungsbild des Raubwürgers (Lanius excubitor) bei gehäuftem Auftreten der Feldmaus (Microtus arvalis)" Beitr. Vogelkd. (Leipzig), 161-172
Ogilvie-Grant, W.R. (1902)	"A Review of the Species of Shrikes of the Genus Lanius" Novit. Zoologicae 9, Nr. 3, 449-487
Olivier, G. (1944)	"Monographie des Pies-Grieches du Genre Lanius" (Rouen)
Orians, G.H. (1969)	"On the evolution of mating systems in birds and mammals" Amer. Natur. 003, 589-603
Osche, G. (1966)	"Grundzüge der allgemeinen Phylogenetik" In:Bertalauffy: Handbuch der Biologie 3 (2), 817-906, Akad. Verlagsges. (Frankfurt a.M.)
Packer, C. R. (1977)	"Inter-troop Transfer and Inbreeding Avoidance in Papio anubis in Tanzania" Unpublished Ph.D. thesis, Cambridge University
Panow, E.N. (1983)	"Die Würger der Paläarktis" A. Ziemsen Verlag (Wittenberg/Lutherstadt)
Peek, F.W. (1972)	"An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male red-winged blackbird (Agelaius phoeniceus)" Anim. Behav. 20, 112-118
Pell, E. and Hodson, N.L. (1970)	"Great grey shrike feeding at autum roost" Brit. Birds 63, 86
Peters, D.S. und Gutmann, W.F. (1971)	"Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktions-Reihen" Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 9, 237-263

Popper, K. (1972) "Naturgesetze und theoretische Systeme" In: Albert, H. (Hrsg.): Theorie und Realität, 43-58. J.C.B. Mohr (Tübingen)

Radtke, G.A. (1956) "Winterreviertreue eines Raubwürgers (Lanius excubitor)" Vogelwarte 18, 157-160

Rensch, B. (1968) "Einwirkung des Klimas bei der Ausprägung von Vogelrassen mit besonderer Berücksichtigung der Flügelform und der Eizahl" Proc. VIII. Int. Orn. Congr. Oxford 1934, 285-311

Sachs, L. (1938) "Statistische Auswertungsmethoden" Springer Verlag (Berlin, Heidelberg, New York)

Salomonsen, F. (1949) "The European Hybrid-population of the great grey shrike (Lanius excubitor L.)" Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren, Bd. III, 149-161

Schiebel, G. (1906) "Die Phylogenese der Lanius Arten" J. f. Orn. 54, 1-77 und 161-219

Schlee, D. (1971) "Die Rekonstruktion der Phylogenese mit HENNINGs Prinzip" Aufsätze u. Red. Senkenberg. naturforsch. Ges. 20

Schmidt, A. (1973) "Zur Aufbewahrung und Bearbeitung der Beute durch den Raubwürger (Lanius excubitor L.)" Abh. u. Ber. Naturkundl. Mus. "Manritanum" Altenberg 8, 67-76

Schmidt, K.-H. und Steinbach, J, (1985) "Jahreszeitliche Änderung der Gelegegröße bei der Kohlmeise (Parus major)" J. f. Orn. 126, 163-173

Schnurre, O. (1965) "Zur Winterernährung des Raubwürgers (Lanius excubitor)" Beitr. z. Vogelkde. 10, 239

Schön, M. (1978) "Ein Beitrag zur Biologie des Raubwürgers (L. e. excubitor)" Wissenschaftliche Zulassungsarbeit Uni. Tübingen, Fachbereich Biologie, Nr. 133

Shelley, L. (1932) "Inbreeding downy woodpecker" Bird-Banding 3, 69-70

Siegel, S. (1956) "Nonparametric Statistics"
McGraw-Hill Kogakusha (Ltd. Tokyo)

Smith, C.C. (1968) "The adaptive nature of social organisation in the genus of tree squirrels Tamiasciurus"
Ecol. Monog. 38, 31-64

Smith, S. (1973) "An aggressive display and related behavior in the Loggerhead Shrike"
Auk 90, 287-298

Snow, D.W. (1958) "The breeding of the Blackbird Turdus merula at Oxford"
Ibis 100, 1-30

Stegmann, B. (1929) "Die Vögel Süd-Ost-Transbaikaliens"
Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. URSS 29, 83-242

Ders. (1940) "Zur Methodik der Messung am Flügel"
Orn. Monatsber. 48, 164

Ders. (1962) "Die verkümmerte distale Handschwinge des Vogelflügels"
J. f. Orn. 103, 50-85

Steinfatt, O. (1941) "Am Nest des Raubwürgers in der Rominter Heide"
Beitr. Fortpfl. Biol. Vö. 17, 161-164

Stresemann, E. (1943) "Oekologische Sippen-, Rassen- und Artunterschiede bei Vögeln"
J. f. Orn. 91, 304-327

Stresemann, E. und Stresemann, V. (1966) "Die Mauser der Vögel"
J. f. Orn. 107, (Sonderheft)

Summer-Smith, D. (1963) "The House Sparrow"
Collins (London)

Thielcke, G. (1957) "Zum Beuteverhalten des Raubwürgers (Lanius excubitor L.) und anderer Mäusejäger"
Zeitschr. Tierpsych. 13, 272-277

Tinbergen, N. (1932) "Vergelijkende waarnemingen aan enkele Meeuwen en Sterns"
Ardea 21, 1-13.

Ders. (1957) "The Functions of Territory"
Bird Study 4, 14-27

Tollenaar, D. (1922) "Legperiodenen eierproductie bij enige wilde vogelsoorten, vergeleken mit die bij hoenderrassen"
Meded. Landbouwhogeschool. Wageningen 23, Verh. 2

Trivers, R.L. (1972) "Parental investment and sexual selection"
In: Campell, B. (ed.), Sexual selection and the Descent of Man"
(Chicago, Aldine)

Troller, J. (1937) "Der Raubwürger, Lanius excubitor L."
Der Ornithologische Beobachter 34, 105-148

Ullrich, B. (1971) "Untersuchungen zur Ethologie und Ökologie des Rotkopfwürgers (Lanius senator) in Südwestdeutschland"
Die Vogelwarte 26, 1-77

Vaurie, Ch. (1955) "Systematic notes on Palearctic Birds, Nr. 17, Laniidae"
Amer. Mus. Nov. Nr. 1752

Wagner, H.O. (1960) "Beziehungen zwischen Umweltfaktoren und der Brutzeit, Zahl der Gelege sowie ihrer Grösse"
Zool. Anz. 164, 161-172

Weber, E. (1972) "Grundriß der biologischen Statistik"
Gustav Fischer Verlag, 7. Auflage (Stuttgart)

White, C.M. (1963) "Unusual behavior of the northern Shrike"
Wilson Bull. 75, 459-460

Wilson, E.O. (1975) "Sociobiology"
Belknap Press. (Harvard)

Zimmermann, D.A. (1955) "Notes on field identification and comparative behavior of shrikes in winter"
Wilson Bull. 67, 200-208

Lebenslauf

Name:	Dohmann, Margarete Gertrud
Geburtsdatum:	19. August 1952
Geburtsort:	Ahlen in Westfalen, NRW, BRD
Familienstand:	ledig
Kinder:	Dohmann, Lukas

Schulen:	1959 - 1963	Marienschule Ahlen
	1963 - 1971	Priv. Neusprachliches Mädchengymnasium St. Michael, Ahlen/Westf. Abschluß mit dem Zeugnis der Reife am am 24. Mai 1971
Studium:	WS 1971/72	Beginn des Studiums der Biologie , Studiengang Diplom, an der Eberhard-Karls-Universität Tübingen
	SS 1973	Vordiplom Biologie
	SS 1975	Wechsel auf Studiengang 'Lehramt für Gymn.' unter Hinzunahme des Faches Geographie (Aufnahme in das 2. Fachsemester)
	WS 1975/76	Zwischenprüfung Geographie
	30. 5. 1978	Wissenschaftliche Prüfung für das Lehramt an Gymnasien
	1978	Promotionsbeginn am Institut für Verhaltensphysiologie, Univ. Tübingen unter Anleitung von Prof. K. Schmidt-Koenig
	Dez.78 - Juni 79	Forschungsstipendium des DAAD zum Studium an naturkundlichen Museen der USA
	Nov. 79- Apr. 82	Weiterführung der Promotion mit Finanzierungshilfen der Graduiertenförderung. Während dieses Zeitraums sechs Aufenthalte in Spanien und drei in Tunesien zur Durchführung von Beringungsprogrammen und Beobachtungen an den von mir untersuchten Raubwürgerrassen
	-Juni 85	Auswertung der Untersuchungsergebnisse und Fertigstellung der Promotion

Meine akademischen Lehrer waren :

D. Ammermann, V. Dorka, K.G. Grell, K.P. Hadeler,
J. Kiepenheuer, E. Kulzer, R. Lorenz, H. Metzner,
G. Mickoleit, F.P. Möhres, F. Oberwinkler, W.- E. Reif,
L. Short, K. Schmidt - Koenig, B. Schwemmle, P. Wenk,
K. Wöhrmann, R. Zusi